



DIE

KULTUR DER GEGENWART

IHRE ENTWICKLUNG UND IHRE ZIELE

HERAUSGEGEBEN VON PAUL HINNEBERG

DRITTER TEIL

MATHEMATIK · NATURWISSENSCHAFTEN MEDIZIN

VIERTE ABTEILUNG

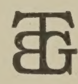
ORGANISCHE NATURWISSENSCHAFTEN

UNTER LEITUNG VON R. v. WETTSTEIN

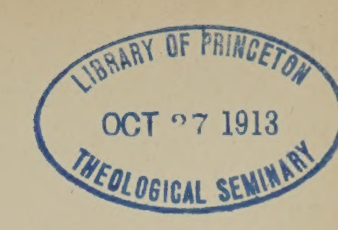
ZWEITER BAND

ZELLEN- UND GEWEBELEHRE MORPHOLOGIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

UNTER REDAKTION VON † E. STRASBURGER UND O. HERTWIG



DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER · LEIPZIG · BERLIN · 1913



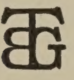
ZELLEN- UND GEWEBELEHRE MORPHOLOGIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

UNTER REDAKTION VON † E. STRASBURGER UND O. HERTWIG
BEARBEITET VON † E. STRASBURGER · W. BENECKE · R. HERTWIG
H. POLL · O. HERTWIG · K. HEIDER · F. KEIBEL · E. GAUPP

II: ZOOLOGISCHER TEIL

UNTER REDAKTION VON O. HERTWIG BEARBEITET VON R. HERTWIG
H. POLL · O. HERTWIG · K. HEIDER · F. KEIBEL · E. GAUPP

MIT 413 ABBILDUNGEN IM TEXT



DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER · LEIPZIG · BERLIN · 1913

VORWORT

Pflanzliche und tierische Morphologie und Entwicklungslehre, deren gemeinverständliche Darstellung in der „Kultur der Gegenwart“ den zweiten Band der Biologie ausmacht, sind in den letzten Jahrzehnten in enge Fühlung zueinander getreten; in ihren Arbeitsmethoden und wissenschaftlichen Zielpunkten haben sie sich vielfach beeinflußt und gefördert. Trotzdem erwies sich eine getrennte Bearbeitung beider Gebiete als wünschenswert. Denn einmal bieten Pflanze und Tier, wenn auch die Grundprobleme des Lebens bei beiden die gleichen sind, doch im einzelnen und namentlich im Hinblick auf ihren Bau und ihre Entwicklung so viele unterscheidende Merkmale dar, daß diese nur bei einer getrennten Darstellung zu ihrem Rechte kommen können. Zweitens aber haben auch die pflanzliche und die tierische Gestaltenlehre im Unterricht an Universitäten und anderen Hochschulen stets ihre besondere Vertretung gefunden.

Daß bei einer getrennten Darstellung der zoologische Teil den botanischen an Umfang übertreffen muß, ergibt sich von selbst aus dem Wesen der beiderseitigen Aufgaben. Erreicht doch die tierische Organisation einen sehr viel höheren Grad der Komplikation und eine viel weitergehende Sonderung in zahlreiche Organe und Gewebe, als es im Pflanzenreich der Fall ist. Das Gleiche gilt vom tierischen Entwicklungsprozeß. Daher mußte dem zoologischen Teil des vorliegenden Bandes von vornherein ein größerer Umfang gewährt werden. Auch eine Zerlegung der Aufgabe in eine größere Zahl von Abschnitten wurde notwendig, um für einen jeden Abschnitt die sachkundigsten Mitarbeiter zu gewinnen und durch die Teilung der Arbeit die Vollendung des ganzen Werkes zu beschleunigen.

Der zoologische Teilband zerfällt daher in sechs Kapitel. Das erste handelt von den „einzelligen tierischen Organismen“, die überall in der Natur in zahlreichen, verschiedenen Arten vertreten, schon für sich eine große Formenmannigfaltigkeit und zum Teil wie die Infusorien die interessantesten Lebenserscheinungen zeigen. Ein zweites Kapitel ist den „Zellen und Geweben des Tierkörpers“ gewidmet und liefert in drei Bogen eine kurze Darstellung von Verhältnissen, welche in den Lehrbüchern der Histologie behandelt werden.

Die vier anderen Kapitel geben alsdann einen Überblick über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Tiere, also über Gebiete, über welche die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie und der Entwicklungsgeschichte, meist für Wirbellose und Wirbeltiere getrennt, berichten. Da aber Wirbellose und Wirbeltiere, namentlich am Anfang ihrer Entwicklung, viele Ver-

hältnisse von prinzipieller Bedeutung, wie den Befruchtungsprozeß, die Eiteilung, die Bildung von Keimblase und Gastrula, gemeinsam haben, und da außerdem in den letzten Jahrzehnten die ersten Entwicklungsstadien mit Erfolg zum Gegenstand experimenteller Studien gemacht worden sind, schien es geboten, ein Kapitel allgemeinen Inhalts mit dem Titel „allgemeine und experimentelle Morphologie und Entwicklungslehre der Tiere“ der spezielleren Darstellung der drei letzten Kapitel vorauszuschicken.

Die Redaktion des zoologischen Teilbandes, welche ich auf Wunsch Herrn von Wettsteins, des Abteilungsleiters der die organischen Naturwissenschaften umfassenden Bände der „Kultur der Gegenwart“ übernahm, ist mir sehr erleichtert worden, indem es mir bald gelang, für die genannten Abschnitte die Mitwirkung bewährter Forscher zu gewinnen, welche durch eigene Untersuchungen mit den von ihnen bearbeiteten Gebieten auf das genaueste vertraut sind, die Herren Professoren Richard Hertwig, H. Poll, K. Heider, F. Keibel und E. Gaupp. Ich selbst übernahm neben der Redaktion des zoologischen Teilbandes noch das Kapitel über „allgemeine und experimentelle Morphologie und Entwicklungslehre der Tiere“.

Nachdem jetzt der Band fertig vorliegt, ist es mir eine angenehme Pflicht, den genannten Mitarbeitern, deren Arbeitsfreudigkeit ich die Vollendung des Werkes zu dem in Aussicht genommenen Zeitpunkt zu verdanken habe, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen, desgleichen auch dem cand. rer. natur. Schroeder, welcher die sachkundige und mühsame Anfertigung des Namens- und Sachregisters übernommen hat.

Berlin, im Februar 1913.

O. HERTWIG.

INHALTSVERZEICHNIS

DIE EINZELLIGEN ORGANISMEN.

Von
Richard von Hertwig.

In der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts überraschte einer der glücklichsten Entdecker auf dem Gebiete der Biologie, Anton v. Leeuwenhoek, die wissenschaftliche Welt durch den Nachweis, daß Süß- und Meerwasser von den verschiedensten Formen mikroskopisch kleiner Tiere bewohnt werde. Er fand dieselben zuerst in Regenwasser, welches er an der Luft hatte stehen lassen, später in allerlei Wasserproben, welche er untersuchte, darunter auch in einem Aufguß von Pfeffer. Er wandte damit zum ersten Male eine Methode an, welche in der Folgezeit viel benutzt worden ist und jetzt noch benutzt wird, bei welcher zur Gewinnung der interessanten Tierformen organische Substanzen, am häufigsten Heu oder Moos, mit Wasser übergossen und längere Zeit der Luft ausgesetzt werden. Man nannte eine derartige Kultur eine Infusion, und die mittelst derselben gewonnenen Tiere Infusionstierchen oder Infusorien, animalcula infusoria, Ausdrücke, welche zum ersten Male von Ledermüller und Wrisberg in der Mitte des 18. Jahrhunderts benutzt wurden, im Laufe des 19. Jahrhunderts aber eine Einschränkung auf die rascher schwimmenden Formen, die Wimper- und Geißelinfusorien, erfahren haben, während für die Gesamtheit der Gruppe der Name „Urtiere" oder „Protozoen" in Aufnahme kam.

Geschichte der Protozoenforschung: A. v. Leeuwenhoek.

Die Entdeckung Leeuwenhoeks hat auf den Fortschritt in der Zoologie einen ganz außerordentlichen Einfluß ausgeübt; sie regte zu mikroskopischen Forschungen an, welche im 18. Jahrhundert nicht nur von berufsmäßigen Zoologen, sondern auch Vertretern anderer Berufe, den Geistlichen Goeze und Eichhorn, dem Maler Rösel v. Rosenhof, dem Freiherrn v. Gleichen-Russwurm u. a. gepflegt wurden. Die Frage, in welcher Weise die Lebewesen in den Infusionen entstanden sein möchten, belebte aufs neue die Lehre von der Urzeugung oder der Entstehung lebender Wesen aus unbelebtem Material und wurde dadurch Ausgangspunkt der berühmten Experimente Spallanzanis, welche im 19. Jahrhundert in den Untersuchungen Schwanns und Pasteurs ihre Fortsetzung gefunden haben und in dem Nachweis gipfelten, daß die Aufgußtierchen sich aus Keimen entwickeln, welche in dem Material vorhanden gewesen oder durch die Luft in die Infusion verschleppt worden waren.

Lehre von der Urzeugung. Spallanzani.

Einen weiteren Impuls erfuhr die Protozoenforschung, als um die Wende des 18. und 19. Jahrhunderts die Abstammungslehre zum ersten Male als ein mächtiger Faktor in die biologische Forschung eingeführt wurde. Die In-

Phylogenetische Bedeutung der Protozoen.

fusionstiere erschienen nun willkommene Zeugen für die Existenz von Lebewesen von einfachstem Bau, wie sie die Deszendenztheorie nötig hatte, um die erste Entstehung des Lebens auf unserem Erdball zu erklären. Damit wurde die Frage nach der Organisation der Infusionstierchen in den Vordergrund gestellt, eine Frage, welche bis in die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts die Zoologie beschäftigt hat. Bis dahin standen sich zwei Auffassungen gegenüber, von denen die eine in Ehrenberg, die andere in Dujardin ihren Hauptvertreter fand. Ehrenberg glaubte überall komplizierte Organe, einen Darm, ein Nervensystem, Geschlechtsorgane usw. nachweisen zu können, wo Dujardin eine einheitliche fleischähnliche Substanz fand, die „Sarkode", welche ohne Organe befähigt sei, alle Lebensfunktionen zu verrichten. Die Sarkodetheorie Dujardins führte schließlich zu der zuerst von v. Siebold konsequent durchgeführten Lehre, daß die Infusionstierchen oder, wie er nunmehr die Tiere nannte, die Protozoen, einzellige Organismen seien, eine Auffassung, die sich, wenn auch langsam, in den 60er und 70er Jahren des vorigen Jahrhunderts siegreich durchgerungen hat.

Organisation der Protozoen Dujardin und Ehrenberg.

v. Siebold.

Die enge Fühlung, in welche durch die v. Sieboldsche Lehre das Studium der Protozoen zur Zelltheorie getreten ist, wurde für beide Forschungsgebiete von der größten Bedeutung. Wurde einerseits dadurch der Schlüssel für das Verständnis des Baues der Protozoen gewonnen, so wurde andererseits die Auffassung vom Wesen der Zelle erweitert und vertieft. Gegenüber dem Studium der Protozoen erwies sich die Schwannsche Lehre, daß das Wichtigste an der Zelle die Membran sei, als unhaltbar, ebenso unhaltbar die Hoffnung, in der Zelle die physikalische Einheit für eine mechanistische Erklärung der Lebensvorgänge gewonnen zu haben, da sich die Zelle als solche schon als ein lebendes Wesen erwies. Vor allem erfuhr der Zellbegriff eine außerordentliche Erweiterung. Es stellte sich heraus, daß die Zelle da, wo sie als selbständiger Organismus auftritt, eine Vielgestaltigkeit entfalten kann, deren sie als Teil eines vielzelligen Organismus nicht fähig ist. Sie bildet Einrichtungen, welche an die aus vielen Zellen bestehenden Organe höherer Tiere erinnern und daher geradezu als Zellorgane oder Organellen bezeichnet werden. Wenn wir im Laufe dieser Darstellung die betreffenden Einrichtungen kennen gelernt haben werden, wird es verständlich werden, wie schwer es selbst vorurteilslosen Zoologen geworden ist, die Einzelligkeitslehre der Protozoen anzunehmen.

Protozoen und Zelltheorie.

Indem wir bei unserer Darstellung von dem Satze ausgehen, daß die Protozoen einzellige Organismen sind, ist damit schon gesagt, daß es sich im großen und ganzen um kleine Tiere handelt, welche nur selten die Größe von mehreren Zentimetern erreichen, meist eben noch als kleine Pünktchen mit bloßem Auge erkannt werden können oder gar unterhalb der Grenze des Wahrnehmbaren bleiben, so daß man in vielen Fällen sogar zu den stärksten uns zu Gebote stehenden Vergrößerungen seine Zuflucht nehmen muß. Mit der Einzelligkeit hängt es ferner zusammen, daß die Tiere in trockener Luft für gewöhnlich nicht zu existieren vermögen. Ihr Hauptaufenthaltsort ist daher das Wasser oder bei den parasitischen Formen die durch Wasserreichtum

Größe der Protozoen.

Fundstellen und Vorkommen.

ausgezeichneten Gewebe von Tieren und Pflanzen. Besonders sind stehende Tümpel und Teiche mit reicher Vegetation, desgleichen das Meer günstige Fundstätten für Protozoen. Immerhin gibt es aber Formen, welche in der Erde oder in moderndem Holz leben. Dann scheint ein nicht unbeträchtlicher Grad von Feuchtigkeit der Luft ein Erfordernis zu sein. In trockener Luft vermögen Protozoen nur in geschützten Ruhezuständen, den „Cysten", von denen später noch die Rede sein wird, auszuhalten.

Wie jede Zelle, so bestehen die Urtiere unter allen Umständen aus der die Lebensfunktionen vermittelnden Zellsubstanz, dem Protoplasma oder der Sarkode, und den in Einzahl oder Vielzahl in ihm enthaltenen Kernen, den Nuclei.

Protoplasma oder Sarkode.

Mit dem **Protoplasma** sich intensiver zu beschäftigen, hat der Protozoenforscher um so mehr Veranlassung, als der Körper eines Urtieres zum größten Teil nur aus Protoplasma besteht und die Verschiedenartigkeit desselben in nicht wenigen Fällen die wichtigsten Merkmale uns an die Hand gibt, um einzelne Arten, ja sogar Gattungen und Familien, systematisch zu unterscheiden. Gleichwohl befindet sich die chemische Kenntnis der so ungemein interessanten Substanz in gleich unerfreulichem Zustand, als es für vielzellige Tiere und Pflanzen gilt. Es kann daher hier auf das, was bei der tierischen und pflanzlichen Zelle über den Gegenstand gesagt worden ist, verwiesen werden.

a) Chemische Beschaffenheit.

b) Aussehen.

Nicht in gleichem Maße gilt das Gesagte von dem Aussehen und der physikalischen Beschaffenheit. Schon seit langem unterscheidet die Forschung an der Sarkode die homogene Grundsubstanz und die in derselben enthaltenen Einschlüsse. Von letzteren sind als konstante Elemente nur kleine, stark lichtbrechende Körnchen, die Granula, zu nennen, von denen das Eine mit Sicherheit feststeht, daß sie nicht die Träger der vom Protoplasma ausgehenden Lebenserscheinungen sind. Wahrscheinlich sind sie mit dem Stoffwechsel des Protoplasma verknüpft, sei es, daß sie nährende Substanzen enthalten oder Zersetzungsprodukte, Produkte der regressiven Metamorphose, oder auch Stoffe, die zur Verdauung dienen, sogenannte Enzyme, darstellen. Jedenfalls ist das Protoplasma gut genährter Tiere trüb und körnchenreich, wird dagegen im Verlauf von Hunger hell und durchsichtig. Die Verteilung der Körnchen in der homogenen Grundsubstanz ist häufig eine sehr regelmäßige, so daß eine äußere Schicht, das Ektosark, frei von Körnchen ist, während die innere Partie, das Entosark, körnchenreich ist. Beide Schichten gehen kontinuierlich ineinander über; auch wechselt die Breite der Ektosarkschicht nicht nur nach den verschiedenen Arten und Individuen, sondern sogar bei demselben Individuum je nach den verschiedenen Bewegungszuständen desselben.

Ektosark und Entosark.

c) Physikalische Beschaffenheit.

Über die physikalische Beschaffenheit und Struktur der homogenen Grundsubstanz ist viel gestritten worden. Bei den meisten Protozoen gewinnt man durchaus den Eindruck, daß man es mit einer Flüssigkeit zu tun hat. Die Ausdrücke „Fließen" und „Strömen", welche für die später zu besprechenden Kontraktionserscheinungen gang und gäbe sind, deuten schon darauf hin. Untersuchungen über das physikalische Verhalten des Plasmas der Protozoen haben

der Auffassung weitere Stützen verliehen. Um nur einige zu nennen, so wird das Verhalten des Protoplasma anderen Flüssigkeiten gegenüber von dem für Flüssigkeiten geltenden Prinzip der kleinsten Oberflächen bestimmt. Abgelöste Teile eines Protozoons kugeln sich demgemäß im Wasser, ähnlich wie Öltropfen ab. In entsprechender Weise sammelt sich Flüssigkeit im Innern des Protoplasmas zur Kugelform an und liefert die sogenannten Vacuolen, sofern nicht der Gegendruck benachbarter Vacuolen behindernd wirkt. Fremdkörper, welche in das Plasma aufgenommen werden, wie Karminkörnchen, kleinere Nahrungskörper, können nach allen Richtungen hin verschoben werden, wie es nur innerhalb von Flüssigkeiten möglich ist.

d) Struktur des Protoplasma. Wabentheorie Bütschlis.

Wenn nun die Flüssigkeitsnatur des Protoplasma vielfach in Zweifel gezogen wurde, so geschah es, weil in ihm Strukturen sichtbar werden, welche mit der Vorstellung einer homogenen Flüssigkeit unvereinbar sind. Diese Schwierigkeit wird in glücklicher Weise beseitigt durch die Lehre von der Schaumstruktur des Protoplasma, wie sie besonders von Bütschli begründet worden ist. Derselben zufolge besteht das Protoplasma „aus zwei differenten, nicht oder nur beschränkt mischbaren Flüssigkeiten" in so feiner Verteilung, daß die Tröpfchen der einen Flüssigkeit *a*, welche in der zweiten Flüssigkeit *b* suspendiert sind, etwa den Durchmesser von $^1/_{1000}$ mm besitzen. Sind die kleinsten Tröpfchen der Flüssigkeit *a* so dicht gedrängt, wie die Luftblasen eines Seifenschaums, so wird die Flüssigkeit *b* zu einem Gerüst trennender Scheidewände, deren Anordnung der für Flüssigkeitsgemische ermittelten Gesetzmäßigkeit folgen muß. In der Tat ist es auch Bütschli geglückt, mikroskopische Schäume, wie sie soeben geschildert wurden, in verschiedener Weise herzustellen, z. B. durch feinste Verteilung von Pottaschelösung in Olivenöl. Die dabei sich ergebende Struktur hat eine überraschende Ähnlichkeit mit der retikulierten Struktur, welche vom Protoplasma schon wiederholt beschrieben worden ist, aber zumeist auf netzig verbundene Fäden, nicht auf Wabenwände bezogen wurde. Wegen ihrer außerordentlichen Feinheit müssen Wabenstruktur und netzförmige Anordnung bei der mikroskopischen Untersuchung unter gleichem Bilde erscheinen, so daß ein lebhafter Streit entbrannt ist, in welcher Weise das Bild zu deuten ist. Die Protozoenforscher, welche in den Pseudopodien der Rhizopoden die günstigsten Objekte zur Untersuchung lebenden Protoplasmas besitzen, haben sich in ihrer Mehrzahl für die Schaumstruktur ausgesprochen.

e) Biologische Charakteristik des Protoplasma.

Noch wichtiger als die Ermittelungen über die physikalischen Eigenschaften sind für die Charakteristik der Sarkode ihre Lebenserscheinungen. Sind doch gerade die Protozoen die günstigsten Objekte, um zu beweisen, daß das Protoplasma Träger der Grundfunktionen des Lebens ist. Dieselben sind: 1. Kontraktilität oder selbständige Bewegungsfähigkeit, 2. Irritabilität oder Reizbarkeit, 3. Ernährungsfähigkeit im weitesten Sinne des Wortes, 4. die Fähigkeit der Fortpflanzung.

1. Kontraktilität.

Die Einrichtungen, welche getroffen sind, um die Fortbewegung der Protozoen zu vermitteln, sind sehr mannigfacher Natur und werden daher

benutzt, um die großen Gruppen, die Klassen der Protozoen, zu charakterisieren. Wir unterscheiden drei Hauptformen der Bewegung, welchen drei Hauptklassen der Protozoen entsprechen, während in einer vierten Klasse die Bewegungsfähigkeit infolge parasitischer Lebensweise auf ein ganz geringes Maß reduziert ist.

Amöboide Beweglichkeit der Rhizopoden

1. Die amöboide Beweglichkeit ist das hervorstechendste Merkmal der **Rhizopoden**; sie ist zugleich die primitivste Form der Fortbewegung, da sie vom Protoplasma selbst ausgeht, nicht von besonderen Anhängen desselben, wie es Cilien und Geißeln sind. Dieselbe wird durch Scheinfüßchen oder Pseudopodien bewirkt, Fortsätze des Protoplasma, welche wie Füßchen zur Ortsbewegung dienen, aber keine dauernden Einrichtungen sind, sondern in raschem Wechsel ganz nach Bedürfnis gebildet und zurückgezogen werden. Die in Fig. 1 abgebildete, unserem Süßwasser angehörige *Amoeba proteus* ist nicht nur Ausgangspunkt der Bezeichnung ,,amöboide Beweglichkeit", sondern seit jeher auch das beste Beispiel zur Erläuterung ihrer Natur gewesen. Der Ausdruck (von ,,ἀμεύβομαι = Form verändern" stammend) bezieht sich auf den beständigen Gestaltenwechsel, welchen eine Amöbe bei der Fortbewegung erfährt und der in folgender Weise vor sich geht. An einer Stelle sammelt sich ,,homogenes Protoplasma" zu einem ruckweis sich hervorwölbenden Höcker an, einem breitlappigen Pseudopodium (Lobopodium); dann erst strömt das körnchenreiche Entosark nach, indem es zunächst die Achse des breitlappigen oder fingerartig in die Länge wachsenden Fortsatzes, schließlich den gesamten Fortsatz bis auf einen schmalen peripheren Saum erfüllt. Diese strudelnde Bewegung der Körnchen läßt sich tief in das Innere der Amöbe verfolgen, oft bis zum entgegengesetzten — hinteren — Ende, von wo aus die Körnchenmasse nachströmt, in gleichem Maß, als vorn Körnchen in die sich bildenden Pseudopodien eindringen. Das hinterste Ende hat daher oft ein wesentlich anderes Aussehen als das vorausmarschierende; es sieht etwas geschrumpft und eingefaltet aus; die Körnchen reichen hier bis an die Oberfläche heran. In analoger Weise, wie sich ein Pseudopodium bildet, kann es auch in den Körper wieder zurückfließen; auch können mehrere Pseudopodien gleichzeitig gebildet und eingezogen werden. Meist wird beim Gehen und Kommen der Pseudopodien eine bestimmte Strömungsrichtung eingehalten und dadurch die Fortbewegung ermöglicht. Dieselbe setzt allerdings voraus, daß die Amöbe Stützpunkte auf einer ihrer Fortbewegung dienenden Unterlage findet; sie muß auf derselben haften, was durch die Ausscheidung minimaler Quantitäten einer klebrigen Masse bewirkt wird. Hat die Amöbe diese Fähigkeit vorübergehend verloren, was nicht selten vorkommt, so ist ein Kriechen



Fig. 1. Amoeba proteus. *k* Körnchen. *f* Nahrung, *n* Kern, *v* kontraktile Vakuole.

auf der Unterlage nicht möglich, wohl aber eine Fortbewegung durch Schwerpunktsveränderung und Umkippen.

Strömungserscheinungen, wie ich sie soeben geschildert habe, setzen übrigens keineswegs Gestaltveränderung der Körperoberfläche, Pseudopodienbildung, voraus. Auch in einer kugelig abgerundeten ruhenden Amöbe sind Körnchenströmungen (Zyklose) im Innern möglich, wie sie auch bei anderen Protozoen, welche zu keinen Gestaltveränderungen befähigt sind, z. B. vielen Infusorien, vorkommen.

Die Pseudopodien einer Amöbe sind nur ein Beispiel für die ungeheure Mannigfaltigkeit, in welcher die Bildung von Scheinfüßchen bei den Rhizopoden sich vollzieht und von der ich nur die wichtigsten Typen erwähnen kann. So können die Pseudopodien feine Fäden (Filopodien) bilden; diese Fäden können sich wie die Wurzeln eines Baumes verästeln, was den Namen „Wurzelfüßler", „Rhizopoden" für die gesamte Abteilung veranlaßt hat. An der Bildung der Fäden ist manchmal nur das Ektosark beteiligt, so daß die Fäden frei von Körnchen sind, was sich meist mit einer starren, zähen Beschaffenheit der Körpersubstanz kombiniert. In der Mehrzahl der Fälle jedoch treten die Körnchen des Entosarks auf die Fäden über (Fig. 2) und verursachen hier das aus dem Innern der Amöbe uns schon bekannte Phänomen der Körnchenströmung. Mögen die Fäden auch noch so fein sein und sich den Grenzen der Wahrnehmbarkeit mit unseren stärksten Vergrößerungen nähern, so können sie gleichwohl der Sitz von Körnchenströmung sein, sogar von einer ganz komplizierten Form derselben, so daß auf derselben Bahn manche Körnchen vom Körper des Rhizopoden hinweg nach der Peripherie abströmen (zentrifugale Bewegung), andere von der Peripherie nach dem Zentrum zurückkehren, daß weiterhin in derselben Richtung die Körnchen verschiedene Geschwindigkeit einhalten und somit einander überholen. Im allgemeinen überwiegt jedoch auf einem bestimmten Pseudopodium auch eine bestimmte Bewegungsrichtung, so daß auf einigen Pseudopodien das körnige Protoplasma abströmt, auf anderen dagegen zum Körper zurückkehrt.



Fig. 2. Rotalia veneta, Foraminifere mit ausgebreitetem Pseudopodiennetz.

Körnchenreiche, verästelte Pseudopodien zeigen endlich noch das Phänomen der „Anastomosenbildung". Während körnchenarme starre Pseudo-

podien, wenn sie einander begegnen, sich getrennt erhalten, pflegen körnchenreiche Pseudopodien miteinander zu verschmelzen. Der Endeffekt ist ein ungemein feines Netzwerk von Protoplasmafäden, welches es verständlich macht, daß gelegentlich zentripetale Bewegungen in zentrifugale Bahnen einmünden und umgekehrt. (Rhizopodien.)

Für die richtige Beurteilung der beschriebenen Bewegungserscheinungen ist es noch von Wichtigkeit, hervorzuheben, daß an der Körnchenströmung auch Partikeln Anteil nehmen, von denen man sicher nachweisen kann, daß sie unbelebt sind. Solche Partikeln sind aufgenommene Nahrungsbestandteile oder anderweitige Fremdkörper, welche man, wie z. B. fein pulverisiertes Karmin, willkürlich dem Pseudopodiennetz eines Rhizopoden einverleiben kann. Diese Wahrnehmung ist wichtig, weil sie zeigt, daß die zirkulierenden Körnchen nicht Eigenbewegungen ausführen, sondern passiv von dem ihnen zugrunde liegenden Substrat homogenen Plasmas bewegt werden. Letzteres ist, wie bei allen übrigen Vorgängen, der eigentliche Lebensträger.

Die Schnelligkeit, mit welcher zwei einander begegnende Protoplasmaströme zusammenfließen, zeigt, daß der Körper der Rhizopoden nicht von einer vom Protoplasma differenten Membran überzogen ist. Damit ist jedoch sehr wohl vereinbar, daß das Protoplasma nach Art anderer Flüssigkeiten auf seiner Oberfläche eine Verdichtung erfährt. Eine solche verdichtete Oberflächenschicht läßt sich bei Amoeba proteus sowohl optisch nachweisen als auch nach Ausfließen der eingeschlossenen Sarkode, oder durch Einwirkung von Reagentien isoliert darstellen. Derartige Verdichtungen sind es, welche in anderen Klassen der Protozoen, vor allem den *Ciliaten* und *Flagellaten* eine nicht unbeträchtliche Festigkeit und Undurchdringlichkeit der Oberfläche bedingen, so daß man von einer Pellicula spricht.

Pellicula.

Zur Charakteristik der Pseudopodien sei schließlich noch hervorgehoben, daß sie bei vielen Rhizopoden von festen Achsen gestützt sind (Axopodien), welche eine Strecke weit in das Protoplasma eindringen, um hier frei zu enden oder einen Stützpunkt an anderen Strukturen zu finden, an dem später zu besprechenden Zentralkorn der *Heliozoen*, öfters auch an den Zellkernen.

Physikalische Erklärung der amöboiden Bewegung.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, für die Bewegungen der Pseudopodien, besonders der Lobopodien, eine physikalische Erklärung zu finden. Dem Begründer der Lehre vom wabigen Bau des Protoplasma, Bütschli, ist es auch geglückt, eine annehmbare Erklärung aufzustellen; er hatte, wie oben schon erwähnt, Wabenstrukturen erzielt, indem er Olivenöl und Pottaschelösung zu einem Schaum von mikroskopischer Feinheit vermischte; er fand, daß derartige Schäume im Wasser Bewegungen ausführten, welche an amöboide Bewegungen erinnern. Er sucht dieselben dadurch zu erklären, daß hie und da chemische Umsetzungen eintreten und lokale Veränderungen in der Oberflächenspannung hervorrufen, was Strömungen der Schaummasse nach den Stellen herabgesetzten Drucks zur Folge habe. In ähnlicher Weise sollen auch durch chemische Veränderungen im Protoplasma der Rhizopoden Veränderungen der Oberflächenspannung eintreten und Strömungserscheinungen bedingen.

Geißel- und Flimmerbewegung.

Während die Pseudopodien immer nur langsame Ortsbewegungen gestatten, vermitteln die für die **Flagellaten** charakteristischen Geißeln und die den **Ciliaten** zukommenden Wimpern ein sehr behendes Schwimmen. Abgesehen von dieser erhöhten Energie der Bewegung ist noch ein gemeinsamer Charakter von Geißeln und Cilien darin gegeben, daß sie dauernde Bildungen sind, so daß man sie schon zu den ,,Organellen" rechnen kann. Geißeln und Wimpern sind beides feine über die Körperoberfläche hervortretende schwingende Fäden. Man hat daher für ihre Funktion nach einer einheitlichen Erklärung gesucht; man glaubt dieselbe darin gefunden zu haben, daß sie ähnlich den Axopodien eine äußerst feine elastische Stütze besitzen, welche von einer dünnen Schicht kontraktilen Protoplasmas umscheidet ist. Die Achsenfäden lassen sich in das Innere des Infusors hinein verfolgen, wo sie analog vielen Axopodien Stützpunkte finden, bei den Cilien an den sogenannten Basalkörnern, bei den Geißeln häufig an dem später zu besprechenden Blepharoplasten.

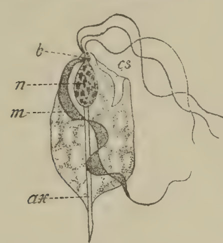
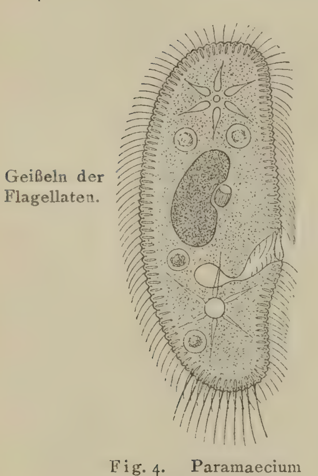


Fig. 3. Trichomonas batrachorum, *b* Blepharoplast, *c* Cytostom, *n* Kern, *m* undulierende Membran. *ax* axiale Stütze.


Fig. 4. Paramaecium caudatum, Wimperinfusor, etwas schematisiert. Cilien mit Basalkörnern; dazwischen Trichozysten, am hinteren Ende herausgeschleudert. In der Mitte Kern mit Nebenkern, oberhalb kontraktile Vacuole im kontrahierten Zustand, zuführende Kanäle erweitert, unterhalb Kanäle verengt, Vakuole ausgedehnt; rechts Cytostom mit einer sich bildenden Nahrungsvakuole, ferner 4 Nahrungsvakuolen mit Inhalt.

Geißeln der Flagellaten.

Soweit die Ähnlichkeit beider Bildungen! Jetzt kommen wir zu den Unterschieden. Diese sind durch die verschiedene Größe und die damit zusammenhängende Zahl und Funktionsweise bestimmt. Die Geißeln (Fig. 3) sind sehr lange Fäden, dementsprechend in geringer Zahl vorhanden. Manche Flagellaten haben nur eine Geißel, andere zwei bis acht. Auch in den Fällen, in denen mehrere Geißeln vorhanden sind, hat eine jede ihren Schwingungsrhythmus für sich, sie bewegt sich unabhängig von Nachbargeißeln; es kann sogar eine funktionelle Differenzierung erfolgen, wie z. B. bei manchen Flagellaten eine Geißel, die Schleppgeißel, beim Schwimmen nachschleift, während die andere am vorderen Ende schwingt.

Cilien der Ciliaten.

Im Gegensatz zu den Geißeln sind die Cilien in großen Mengen vorhanden und demgemäß von geringer Länge (Fig. 4). Wenn sie zum Schwimmen oder zur Nahrungsaufnahme benutzt werden, erzeugen viele, unter Umständen viele Tausende eine gemeinsame Wirkung. In dieser Gemeinsamkeit der Wirkung ist die Veranlassung gegeben, daß ganze Wimperreihen untereinander zu mächtig rudernden Membranellen oder einzelne Wimperbüschel zu biegsamen wie Beine der Insekten wirkenden Haken verkleben können.

Fortbewegung der Sporozoen.

Was nun schließlich die **Sporozoen** (Fig. 5) anlangt, denen für gewöhnlich besondere Organe der Fortbewegung fehlen, so existiert bei ihnen ab und zu ein geringes Maß amöboider Beweglichkeit oder es treten während der Entwicklung vorübergehend Geißeln auf. Die Regel ist es jedoch nicht; besonders die höchstentwickelten Sporozoen, die *Gregarinarien*, zeigen im ent-

wickelten Zustand keine Spur davon. Bei ihnen ist die Oberfläche vielfach von einer deutlich doppelt konturierten Pellicula überzogen, welche amöboide Beweglichkeit ausschließt. Gleichwohl sind die Tiere nicht unbeweglich. Kultiviert man sie in Flüssigkeiten, so gleiten sie vorwärts, ohne daß man an ihnen irgendwelche Gestaltveränderungen wahrnehmen könnte, wie es in ähnlicher Weise bei einzelligen Pflanzen, den Diatomeen, vorkommt. Man erklärt die Erscheinung aus der Anwesenheit eines Gallertstiels, den die Tiere ausscheiden und mit Hilfe dessen sie sich vorwärts schieben.

Muskelfibrillen oder Myoneme.

Eine zweite Bewegungserscheinung der Gregarinen macht uns mit einer interessanten Organisation bekannt, welche nicht auf *Gregarinen* beschränkt ist, sondern auch bei Rhizopoden, Ciliaten und Flagellaten gelegentlich vorkommt. Es sind dies **Muskelfibrillen** oder, wie man sie auch genannt hat, Myoneme. Die Myoneme sind feine Fäden, welche sich aktiv verkürzen und dabei dasselbe Phänomen zeigen, welches die Muskelfibrillen höherer Tiere und in weiterer Konsequenz auch die ganzen Muskelkörper erkennen lassen: sie werden in gleichem Maße dicker, als sie eine Verkürzung erfahren. Derartige Myoneme verlaufen ringförmig unter der Pellicula der Gregarinen und verursachen ähnlich der Peristaltik des Darms lebhafte, von einem Ende zum anderen fortschreitende Kontraktionswellen. Noch geeigneter zum Studium der Myoneme als die *Gregarinen* sind manche *Infusorien*: viele *Heterotrichen* (*Stentoren*, *Spirostomen* usw.) und *Peritrichen* (*Carchesien*, *Vorticellen*). *Carchesien* und *Vorticellen* (Fig. 6 u. 7) sitzen auf Stielen fest, welche eine Röhre bilden, in deren Lumen ein in schwachen Spiraltouren aufsteigender Muskelstrang verläuft. Dieser veranlaßt, wenn er sich kontrahiert, eine korkzieherartige Einrollung und zugleich eine Verkürzung des Stiels, während die Elastizität der Stielwand beim Nachlassen der Kontraktion eine Streckung des Stiels und eine Rückkehr in die Ausgangslage verursacht. Da, wo der Stiel in die Vorticelle übergeht, teilt er sich in viele feine Muskelfäden, welche in den Körper des Infusors eintreten und unter der Pellicula nach vorn verlaufen; sie verursachen eine Verkürzung und Abkugelung des Körpers. Die gleichen längs verlaufenden Muskelfibrillen finden sich auch bei den Stentoren, sie führen hier ebenfalls zu einer Abkugelung des in der Ruhelage langgestreckten, trompetenähnlich nach vorn sich ausbreitenden Tieres.

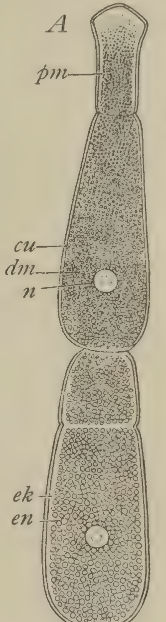


Fig. 5. Clepsidrina blattarum; zwei aneinander gereihte Tiere. *pm* Protomerit (Kopfstück), *dm* Deutomerit (Rumpfstück), *cu* Cuticula, *ek* Ektosark, *en* Entosark, *n* Kern.

Wo solche Muskelfäden vorkommen, ist ihre Anwesenheit sofort an der Schnelligkeit und Energie der Bewegung zu erkennen, welche sehr gegen die langsame Ortsbewegung absticht, wie sie durch die Kontraktilität des Protoplasma vermittelt wird. Am auffallendsten sind in dieser Hinsicht einige marine *Flagellaten*, welche einen glockenförmigen Körper besitzen, dessen Konkavität mit einem Belag von Muskelfibrillen ausgekleidet ist (*Leptodiscus*,

Craspedotella); sie schwimmen mit einer Geschwindigkeit durch das Wasser wie kleine Medusen, mit welchen unerfahrene Beobachter sie auch verwechseln würden und sicherlich auch oft verwechselt haben.

Die scharfe Differenzierung der Muskelfäden gegen das angrenzende Protoplasma, die Orientierung ihrer Kontraktion in einer bestimmten Richtung, während die Kontraktion des Protoplasma nach allen Richtungen erfolgen kann, der besondere Charakter der Kontraktilität, dies alles ist ein sicheres Kennzeichen, daß die Substanz der Muskelfäden etwas anderes ist als Protoplasma; sie ist ein Bildungsprodukt des Protoplasma, ein Produkt der „formativen Tätigkeit des Protoplasma".

2. Irritabilität.

Wo Kontraktilität vorhanden ist, da fehlt auch nicht **Irritabilität** oder

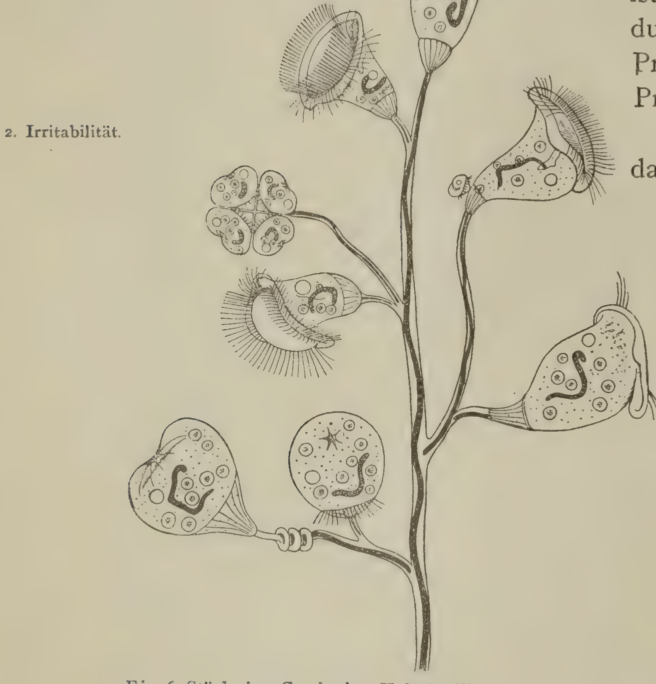


Fig. 6. Stück einer Carchesium-Kolonie (Wimperinfusor). Einzeltiere sitzen auf einem verästelten Stiel, in dessen Innerem ein Stielmuskel verläuft; untere Tiere in kontrahiertem Zustand, obere ausgebreitet; links eine Gruppe von Mikrogameten, rechts beginnende Konjugation eines Makrogameten mit einem Mikrogameten.

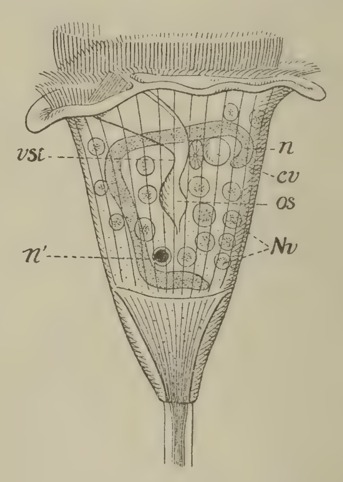


Fig. 7. Einzeltier einer Carchesium-Kolonie. *n* Hauptkern. *n'* Nebenkern, *Nv* Nahrungsvacuolen, *cv* kontraktile Vacuole, *os* Speiseröhre mit davorliegendem Vorraum (*vst*).

Reizbarkeit. Sie wird in der Regel durch das Protoplasma vermittelt; ob daneben noch spezifische reizleitende Bahnen existieren, nach Analogie der Muskelfibrillen besondere Nervenfibrillen, sei dahingestellt. Wiederholt hat man versucht, ihre Existenz durch direkte Beobachtungen und Experimente zu beweisen, ohne daß jedoch Sicherheit erzielt worden wäre. Dagegen hat

Sinnesorganellen.

man ein Recht, von Sinnesapparaten zu reden. Die hypotrichen Infusorien, welche ihren Namen dem Umstand verdanken, daß sie nur auf ihrer unteren Seite bewimpert sind, tragen auf ihrem Rücken starre Haare, welche nur als Tastorganellen gedeutet werden können. Augenflecke finden sich bei *Flagellaten*, merkwürdigerweise besonders bei den den Übergang zu den Pflanzen vermittelnden Formen, den *Euglenen*, *Volvocineen* und *Dinoflagellaten*. Eine

Dinoflagellate *Erythropsis agilis*, besitzt einen scharf umschriebenen braunroten Pigmentfleck mit einer mächtigen Linse, so daß das Ganze an die Ocellen erinnert, wie sie bei wirbellosen Tieren, besonders bei *Medusen*, vorkommen. Aber auch da, wo spezifische Sinnesorganellen fehlen, ist das Protoplasma als solches äußeren Reizen gegenüber empfänglich, mögen dieselben durch chemische oder physikalische Agentien bedingt sein. Es gilt hier ähnliches, wie es über positive und negative Chemotaxis, Phototaxis und Thermotaxis schon in dem Kapitel über Botanik gesagt worden ist, so daß hier auf dasselbe verwiesen werden kann. Besondere Erwähnung verdienen die Erfahrungen und Versuche, welche mit elektrischer und mechanischer Reizung sowie mit der Wirkung der Schwerkraft gemacht wurden. Ein verblüffendes Bild erhält man, wenn man einen elektrischen schwachen Strom durch eine mit Infusorien reich bevölkerte Flüssigkeit leitet. Viele Arten, z. B. *Paramaecien* sammeln sich dann in dichten Scharen an der Kathode. Wird der Strom mittelst eines Stromwenders in umgekehrter Richtung geleitet, so wandern auch die Paramaecien zu dem entgegengesetzten, nunmehr zur Kathode gewordenen Pol über.

Was die Schwerkraftswirkung anlangt, so wurde schon bei der Botanik erläutert, wie die Plasmodien der *Mycetozoen* (*Myxomyceten*) an einem senkrecht gestellten Objektträger der Schwerkraft entgegen emporklettern und demgemäß auch auf einer Zentrifuge nach dem Mittelpunkt derselben streben. In analoger Weise steigen auch viele andere Rhizopoden unter normalen Verhältnissen nach der Wasseroberfläche auf, sei es, daß sie an den Wandungen des Zuchtglases emporkriechen (*Thalamophoren*), sei es, daß sie ihr spezifisches Gewicht herabsetzen, indem sie Gasblasen ausscheiden (*Arcellen*) oder Flüssigkeitsansammlungen erzeugen, welche leichter sind als das umgebende Medium und eine Art Schwimmgürtel bilden (*Radiolarien*). Werden die Tiere beunruhigt, bei marinen Tieren z. B. durch Stürme, so werden die Gasblasen resorbiert, die Vacuolen teils verkleinert, teils ganz eingezogen. Das in dieser Weise zustande kommende Absinken der Tiere tritt zu gewissen Zeiten auch aus inneren Ursachen vermöge einer Umstimmung der Tiere ein. Wenn *Mycetozoen* ihre Fruchtkörper bilden, *Radiolarien* zur Fortpflanzung, *Infusorien* zur Konjugation schreiten, suchen sie ebenfalls die Tiefe auf.

Schließlich noch einige Worte über die sogenannte Thigmotaxis, die Reaktionsfähigkeit gegenüber mechanischen Reizen. Starke Erschütterungen oder direkte Berührungen veranlassen die Protozoen zu heftigen Kontraktionen. Rhizopoden ziehen ihre Pseudopodien ein; stets erfolgt soweit als möglich eine Abkugelung des Körpers. Ist dagegen der durch die Berührung ausgeübte Reiz geringeren Grades, so strömt umgekehrt das Protoplasma der Stelle der Erregung zu. Thigmotaxis.

Das wenige, was ich hier über Reizbarkeit der Protozoen gesagt habe, wird es verständlich machen, warum Physiologen und Zoologen in der Neuzeit sich mit Vorliebe mit der Analyse dieser Erscheinungen befaßt haben. Handelt es sich doch hier um die elementarsten Reflexe, deren Studium für das Verständ-

nis des Seelenlebens der Tiere von der größten Bedeutung ist, an denen daher auch die Tierpsychologie nicht achtungslos vorbeigehen kann.

3. Ernährung. An die Thigmotaxis müssen wir anknüpfen, wenn wir nunmehr die dritte Hauptfunktion des Lebens, die **Ernährung**, näher besprechen wollen. Denn die mechanische Reizung des Protoplasma spielt eine wichtige Rolle, um die Aufnahme der Nahrung zu ermöglichen. Dieselbe ist am besten bei denjenigen Protozoen zu verfolgen, welche, wie es bei den meisten Tieren der Fall ist, feste Nahrungskörper aufnehmen (holozoische Ernährung). Wir gehen dabei von dem einfachsten Fall aus, dem Fressen eines *Rhizopoden*, einer *Amöbe*. Trifft die Amöbe bei ihren Wanderungen auf einen Fremdkörper, so wirkt derselbe, besonders wenn er beweglich ist, als Reiz (Thigmotaxis) und veranlaßt ein lebhaftes Zuströmen von Protoplasma, welches allmählich den Körper umfließt und dem Entosark einverleibt. Lange Zeit wurde angenommen, daß hierbei eine besondere Auswahl weder bei Amöben noch bei anderen Protozoen stattfindet. Denn auch unverdauliches Material, wie z. B. pulverisiertes Karmin, wird aufgenommen, unter Umständen in solchen Mengen, daß für brauchbare Nahrung kein Platz mehr ist. Wenn man gleichwohl beim Durchmustern des Futterinhaltes von Protozoen eine Art Auslese findet, wenn *Paramaecien* z. B. „sehr gern" von Amöben, fast gar nicht von den Sonnentierchen (Actinosphaerien) gefressen werden, wenn Actinosphaerien die blauen Trompetentierchen (Stentor caeruleus) anderen Arten (*St. polymorphus*) vorziehen, so erblickte man den Grund hierzu in nebensächlichen Momenten, daß die Lebensweise und Verbreitung mancher Tiere kleine Besonderheiten zeigen, welche im Vergleiche zu anderen Tieren es erleichtern oder erschweren, daß sie gefressen werden. Es ließe sich sehr wohl vorstellen, daß lebende Tiere vielfach leichter aufgenommen werden, als unbelebtes Material, weil sie durch ihre Bewegungen reizen und so durch Thigmotaxis die Aufnahme begünstigen. In der Neuzeit hat jedoch auch die gegenteilige Auffassung ihre Vertreter gefunden. Man hat sogar versucht, durch sinnreich ausgedachte Experimente dieselbe genauer zu begründen und zu beweisen, daß bei einer gleichmäßigen Mischung verdaulicher und unverdaulicher Substanzen, wie z. B. von fein verteiltem Gelbei und Karmin ersteres in viel größeren Mengen als letzteres aufgenommen wird, daß *Paramaecien* durch langdauernde Karminfütterung dahin gebracht werden, die Aufnahme dieses unverdaulichen Materials zu verweigern, daß dieselben Tiere zwischen Hefezellen, welche zuvor mit giftigem Thenol-Thionin (Thionin phéniqué), und solchen, welche mit ungiftigem Congorot gefärbt wurden, unterscheiden und erstere zurückweisen und letztere aufnehmen. Man kann diesen Nachweis führen, weil Thionin die Hefezellen blau, Congorot sie rot färbt. Es ergibt sich hier für künftige Untersuchungen ein reiches Feld experimenteller Forschung.

a) Nahrungsaufnahme.

Während bei Amöben und anderen Rhizopoden jede Stelle der Oberfläche der Pseudopodien zur Nahrungsaufnahme dienen kann, werden neue Bedingungen für letztere geschaffen, wenn die Oberflächenmembran des Protozoenkörpers zu einer für die Nahrung nicht mehr durchgängigen Pellicula erhärtet, wie es bei allen *Wimperinfusorien* und vielen *Geißelinfusorien* und

Sporozoen der Fall ist. Soll dann noch an der Aufnahme geformter Nahrung festgehalten werden, so muß eine besondere, dazu geeignete Stelle, ein Zellmund oder Cytostom geschaffen werden.

Bei den *Wimperinfusorien* ist das Cytostom eine Öffnung, die in das Innere des Körpers leitet und in welche die Nahrung durch den Strudel der Wimpern hineingetrieben wird (Fig. 4, 7). Die Öffnung führt in einen Kanal, den Cytopharynx, welcher dadurch ausgezeichnet ist, daß die Pellicula mit ihrem Wimperkleid sich in ihn hinein fortsetzt, wozu noch weitere oft recht komplizierte Strukturen hinzutreten können. Am blinden Ende ist die Pellicula unterbrochen; hier vermag daher der starke Strudel der Wimpern die Nahrung samt dem gleichzeitig aufgenommenen Wasser in das weiche Protoplasma hineinzupressen. So entsteht eine Nahrungsvacuole, ein Tröpfchen Flüssigkeit, in welcher die aufgenommene Nahrung lagert. Während die Nahrungsvakuole ursprünglich mit dem Cytopharynx in Verbindung stand, schnürt sie sich später ab, liegt nunmehr frei im Plasma und wird durch die mehr oder minder lebhaften Bewegungen desselben im Körper herumgeschleppt (Zyklosis). Ähnliche Einrichtungen, wie ich sie hier für Wimperinfusorien geschildert habe, kommen auch bei Flagellaten vor, sie können aber auch durch analog funktionierende anderweitige Einrichtungen vertreten sein, auf die ich hier nicht weiter eingehen kann.

Cytostom Zellenmund.

Wir verfolgen nun das Schicksal des aufgenommenen, entweder unmittelbar dem Protoplasma eingelagerten oder von einer Vakuole umhüllten Nahrungskörpers. War derselbe ein lebendes Tier, ein anderes Protozoon, oder ein kleiner Krebs, Wurm oder die Larve eines vielzelligen Tieres, so hören die anfangs vorhandenen, gegen den Feind ankämpfenden Bewegungen bald auf. Unzweifelhaft handelt es sich hierbei um eine vom Protoplasma ausgehende Giftwirkung. Dann setzt die Verdauung ein. Denn der Körper, sofern derselbe überhaupt verdaulich ist, verändert sein Aussehen und schrumpft zusammen, offenbar, weil alle verdaulichen Substanzen durch Verdauungssäfte gelöst und dem Protoplasma zugeführt werden. Der unverdauliche Rest wird ausgeworfen, bei Rhizopoden mit weicher Oberflächenschicht an einer beliebigen Stelle, bei Infusorien mit festerer Pellicula durch eine nur bei der Entleerung sichtbare Öffnung der Pellicula, die Cytopyge oder den Zellenafter.

b) Verdauung.

Zellenafter, Cytopyge. Defaecation.

Es hat etwas Überraschendes, daß das Protoplasma eine so feine Reaktionsfähigkeit auf Fremdkörper hat, daß es assimilierbare Teile dem Innern zuführt, ausgelaugte Körper dagegen nach außen befördert. Um so interessanter ist es, daß es Rhumbler geglückt ist, ganz analoge Vorgänge mit unbelebtem Material zu erzielen. Er nahm feine, mit Schellack überzogene Glasfäden und brachte dieselben mit einem Chloroformtropfen in Berührung. Da Schellack in Chloroform löslich ist, umfloß der Tropfen den Glasfaden, bis aller Schellack gelöst war. Sowie dieser Moment eintrat, wurde der Glasfaden ausgestoßen. Wir haben hier somit eine vollkommene Analogie zu den Assimilationsvorgängen der Protozoen, so daß man keinen Grund hat, in dem wechselnden Verhalten des Protoplasmas der aufgenommenen Nahrung gegen-

über besondere nur mit Hilfe der Lebenskraft erklärbare Erscheinungen zu erblicken.

Ernährung durch flüssige Nahrung.

Es gibt nun viele Protozoen, in deren Innerem man niemals geformte, der Verdauung harrende Nahrung findet, weil sie entweder von flüssiger Nahrung leben oder nach Art der Pflanzen assimilieren. Ersteres kommt nur bei parasitischen Protozoen vor, einigen parasitischen Wimperinfusorien, z. B. *Opalina ranarum* (Fig. 8), außerdem bei der Mehrzahl der *Sporozoen* (Fig. 5). In solchen Fällen wird, auch wenn die Oberfläche von einer Pellicula überzogen ist, ein Cytostom vermißt, weil die flüssige Nahrung durch die Pellicula aufgenommen wird, wie etwas Ähnliches von den ebenfalls parasitischen Bandwürmern bekannt ist.

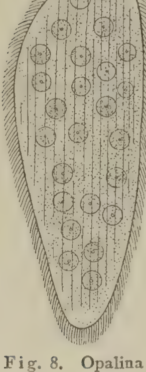
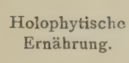


Fig. 8. Opalina ranarum. Ein vielkerniges Infusor ohne Mundöffnung.



Holophytische Ernährung.

Die an zweiter Stelle genannte, an Pflanzen erinnernde holophytische Ernährungsweise findet sich bei *Flagellaten*, welche durch den Besitz von Chlorophyllkörnern ausgezeichnet sind, wie z. B. den *Volvocineen;* sie tritt aber auch bei Formen auf, welche in besonderen Farbstoffträgern, den Chromatophoren, braune oder gelbliche Farbstoffe enthalten, wie die meisten *Chrysomonadinen* und *Dinoflagellaten*. In allen diesen Fällen wird unter Beihilfe des Sonnenlichtes Stärke bereitet. Man hätte daher Veranlassung, wie es auch von den meisten Botanikern geschieht, die betreffenden Formen ohne weiteres für einzellige Pflanzen zu erklären, wenn nicht zwei Schwierigkeiten dem entgegenständen. Für manche Formen, besonders aus der Gruppe der *Dinoflagellaten*, ist Aufnahme geformter Nahrung beobachtet worden; zweitens kommt es vor, daß von naheverwandten Formen die einen Chromatophoren besitzen und sich holophytisch ernähren, die anderen dagegen farblos und auf tierische Ernährung angewiesen sind. Es stellt sich somit heraus, daß bei den Protozoen die Grenzen zwischen Tier- und Pflanzenreich nicht scharf gezogen werden können.

Symbiose mit Algen.

Von den durch den Besitz eigenen Chlorophylls ausgezeichneten Protozoen sind die zahlreichen Arten zu unterscheiden, welche grün und gelb gefärbt sind, weil sie grün- und gelbgefärbte einzellige Algen, die Zoochlorellen und Zooxanthellen beherbergen. So finden sich bei fast allen *Radiolarien* und manchen *Thalamophoren* die ,,gelben Zellen" (Zooxanthellen) mit solcher Regelmäßigkeit, daß sie lange Zeit für Teile des Radiolars gehalten wurden. In Infusorien des Süßwassers leben Zoochlorellen teils fakultativ, teils als ständige Inwohner. Manche Arten haben sogar davon den Speziesbeinamen ,,viridis" erhalten. Eine Schädigung erfahren die Protozoen durch diese Einwohner nicht. Im Gegenteil, sie profitieren von der von den Pflanzen gebildeten Stärke und dem Sauerstoff. Man unterscheidet daher dieses Zusammensein zu beiderseitigem Vorteil als Symbiose vom Parasitismus.

In der Regel benutzen die Protozoen die verdaute Nahrung unmittelbar zum Wachstum ihres Körpers oder um Arbeit zu leisten; seltener kommt es vor, daß sie Reservestoffe bereiten, welche sie mit sich herumtragen. Dieses Sorgen

für die Zukunft findet sich, wenn bei der Fortpflanzung zahlreiche kleine Tochterzellen gebildet werden, welche zu ihrer weiteren Entwicklung viel Nahrung bedürfen. So erzeugen die *Gregarinen* kleine Körperchen, welche große Ähnlichkeit mit der sogenannten tierischen Stärke, dem Glycogen, besitzen, deren Substanz daher den Namen Paraglycogen erhalten hat. *Radiolarien* stapeln Ölkugeln und Konkretionen in sich auf, welche bei der Vermehrung auf die einzelnen Fortpflanzungskörper verteilt werden.

Bei den Stoffwechselvorgängen der Protozoen wird Sauerstoff benötigt, um die Oxydationsprozesse zu unterhalten, welche die zur Leistung von Arbeit nötige lebendige Energie erzeugen; die Produkte dieses Stoffwechsels, die Exkrete, müssen aus dem Körper ausgeschieden werden. Der erstere Vorgang, die Atmung, zeigt bei keinem Protozoon besondere Einrichtungen, da die Kleinheit der Körper, die reiche Oberflächenentwicklung bei Rhizopoden, die durch Cilien und Geißeln vermittelte Strudelbewegung des umgebenden Wassers bei Infusorien die günstigsten Bedingungen für Atmung schafft. Wenn bei den ausschließlich parasitisch lebenden *Sporozoen* diese Bedingungen nicht gegeben sind, so hängt das wohl damit zusammen, daß sie wie die meisten Entoparasiten anaërob sind, d. h. keinen freien Sauerstoff aufnehmen, wohl aber sauerstoffreiche Verbindungen, welche sie zerspalten und aus denen sie die zum Leben nötige Energie gewinnen. Atmung.

Was nun die Ausscheidung der durch den Lebensprozeß unbrauchbar gewordenen Stoffe anlangt, so sind dieselben in erster Linie Kohlensäure und Wasser, weiterhin geformte Exkrete, die als kristallinische Einschlüsse des Protoplasma auftreten. In dieser Hinsicht sind weit verbreitet Konkretionen von phosphorsaurem Kalk nachgewiesen worden, gelegentlich auch Harnsäure. Wie die festen Exkretkörper nach außen entfernt werden, darüber ist nichts bekannt. Für die Entleerung der in Wasser gelösten Stoffe (Kohlensäure, vielleicht auch anderer Substanzen) dienen die kontraktilen Vakuolen, Gebilde, welche bei Rhizopoden, Wimper- und Geißelinfusorien eine weite Verbreitung haben und sich durch zwei leicht zu beobachtende Merkmale von den Nahrungsvakuolen unterscheiden: 1. Sie enthalten keine geformten Bestandteile, sondern nur klare Flüssigkeit, 2. sie ziehen sich in regelmäßigen Zeitintervallen, deren Größe nach den einzelnen Arten variiert und außerdem von äußeren Umständen, besonders von der Temperatur abhängt, zusammen. Bei den Kontraktionen wird der Inhalt der Vakuolen nach außen entleert, so vollständig, daß die Vakuole verschwindet (Fig. 5). Wenn dieselbe nach einiger Zeit aufs neue in die Erscheinung tritt, so geschieht es häufig in der Weise, daß zunächst kleine Bläschen entstehen, die untereinander zusammenfließen. Man kann daraus entnehmen, daß die kontraktilen Vakuolen keine besonderen Wandungen besitzen, sondern Flüssigkeitsansammlungen im Protoplasma sind; sie füllen sich unzweifelhaft aus der Umgebung, was bei den Wimperinfusorien nicht selten zu ganz komplizierten an Drainage erinnernden Einrichtungen führt. Bei Paramaecien ist die Vakuole von einem Kranz radial verlaufender, in sie hinein mündender Kanäle umgeben; bei einem anderen Infusor (Frontonia) Exkretion, kontraktile Vacuolen

sind diese Kanäle reichlich verästelt und durchsetzen den Körper nach allen Richtungen hin; sie erinnern dann in ihrer Anordnung an die Exkretionsorgane (Wassergefäßsystem, Protonephridien) niederer Würmer. Eingebettet in das kontraktile Protoplasma müssen auch die Exkretionskanäle kontraktil sein; sie entleeren ihren Inhalt in die kontraktile Vakuole. Ihre Kontraktion (Systole) und ihr Füllungszustand (Diastole) alternieren mit den entsprechenden Zuständen der kontraktilen Vacuolen, so daß wir folgendes Bild von der Funktion des gesamten Apparates bekommen. Die zuführenden Kanäle nehmen aus der Umgebung Wasser auf, welches unbrauchbare Stoffe gelöst enthält, und geben dasselbe an die kontraktile Vakuole ab; während sie sich von neuem füllen, entleert diese die Flüssigkeit nach außen.

Die kontraktilen Vakuolen sind nicht überall vorhanden, sie fehlen vor allem den im Meere lebenden Protozoen. Daß ein Abhängigkeitsverhältnis zwischen Anwesenheit der kontraktilen Vakuole und Salzgehalt der Umgebung besteht, zeigt die Beobachtung, daß bei der im Süßwasser lebenden Amoeba verrucosa man die Vakuole allmählich verkleinern und schließlich zum Schwinden bringen kann, wenn man dem Wasser bis zu 1½% Kochsalz zusetzt. Diese Erfahrungen und Experimente machen es wahrscheinlich, daß die Existenz und die Funktionsweise der kontraktilen Vakuolen eine physikalische Erklärung erlauben, welche davon ausgehen muß, daß das Meerwasser einen größeren, das Süßwasser einen geringeren Salzgehalt als das Protoplasma hat, daß ersteres somit hypertonisch, letzteres hypotonisch ist.

Schalen und Skelette.

Indem ich die zahlreichen Bildungsprodukte des Protoplasma übergehe, welche als Einschlüsse des Protozoenkörpers auftreten, aber auf gewisse Arten oder Gruppen beschränkt sind, wie z. B. die Trichocysten der *Paramaecien*, die Polkapseln der *Myxosporidien* usw., wende ich mich zur Besprechung des Skeletts, welches in manchen Klassen und Ordnungen, wie den *Amöbinen* und *Sporozoen* gänzlich fehlt, in anderen, wie den *Flagellaten* und *Ciliaten*, gelegentlich vorkommt, in noch anderen dagegen (*Radiolarien* und *Thalamophoren*) eine ganz außerordentliche Bedeutung gewinnt. In beiden Ordnungen der *Rhizopoden* herrscht eine Mannigfaltigkeit der Skelettbildungen, daß ich auf eine Schilderung verzichten und auf die Figuren 9 und 10 verweisen muß. Ich begnüge mich mit einigen Bemerkungen über das Skelettmaterial. Grundlage des Skeletts ist unter allen Umständen eine organische Masse von unbekannter chemischer Beschaffenheit; dieselbe hat bei manchen Arten (vielen Monothalamien) an sich schon die nötige Festigkeit; öfters wird sie jedoch durch die Einlagerung von Sandkörnchen, Diatomeenschalen und anderen Fremdkörpern gestützt; am häufigsten aber ist der Grund der Festigkeit in der Imprägnation mit kohlensaurem Kalk gegeben. Hierin sowie in der ganz enormen Verbreitung der Tiere ist die große Bedeutung gegeben, welche die *Foraminiferen* für den Aufbau der Erde besitzen. Besteht doch an manchen Orten der Meeressand fast ausschließlich aus ihren Schalen. Über die Massenhaftigkeit ihres Auftretens macht man sich erst eine Vorstellung, wenn man bedenkt, daß 1 Gramm Meeressand, welcher durch Aussieben von allen über 1 mm großen Stücken befreit worden ist, min-

Geologische Bedeutung der Foraminiferen.

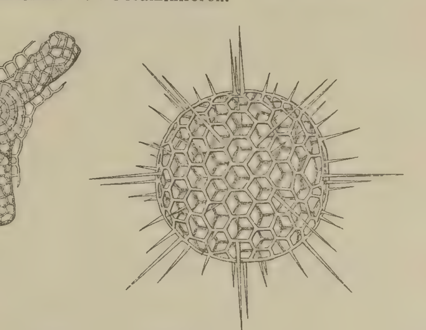
destens 50 000 Foraminiferenschalen enthält. Da diese enorme Entwicklung von Individuen und, wie wir hinzu setzen können, auch von Arten in früheren Erdperioden die gleiche war, ist es begreiflich, wie die mächtigen, fast nur aus Foraminiferenschalen bestehenden Ablagerungen der Kreide, des Grünsandsteins und der Nummulitenkalke haben entstehen können.

Dieselbe Rolle, wie der Kalk bei den Foraminiferen, spielt die Kieselsäure bei den *Radiolarien*, ein noch viel widerstandsfähigeres Material (Fig. 10). Während daher in Meerestiefen von 4000 m abwärts die Schalen der Foraminiferen fehlen, weil sie durch die Kohlensäure des Meeres gelöst werden, sind Radiolarienskelette bis in die größten Meerestiefen anzutreffen. Freilich findet man die Radiolarienskelette nur selten in einer annähernd so großen Menge wie die Schalen der Foraminiferen.


Fig. 9. Kalkskelette von Foraminiferen.

Zellkern.

Die Besprechung des Baues der Protozoen haben wir mit dem **Nucleus** oder **Zellkern** zu beschließen, einem Gebilde, welches sowohl in seiner Form, wie in seinem Bau ungleich mannigfaltiger ist, als der Kern vielzelliger Pflanzen und Tiere.


Fig. 10. Kieselskelette von Radiolarien.

Gestalt.

Die bei Pflanzen und Tieren verbreitetste Form des Kerns ist die eines ovalen oder kugeligen Bläschens; sie findet sich auch bei Protozoen nicht selten; oft ist dieselbe zu einem wurstförmigen Körper ausgezogen. Ein derartig langgestreckter Kern kann rosenkranzförmig eingeschnürt oder in zwei durch ein Fädchen verbundene Stücke zerlegt sein oder er ist reichlich verästelt und durchsetzt dann nach allen Richtungen das Protoplasma.

In seiner stofflichen Zusammensetzung stimmt der Kern mit dem pflanzlichen Zellkern überein. Seine wichtigsten Bestandteile sind 1. das Chromatin oder Nuklein, 2. das Plastin oder die Nukleolarsubstanz, 3. das Linin; dazu kommen als minder wichtige Teile der den Kern durchtränkende Kernsaft und die nicht immer vorhandene Kernmembran. Das Linin bildet das Kerngerüst, auf dessen Maschen Chromatin und Nukleolarsubstanz in der mannigfachsten Weise angeordnet sind. Gewöhnlich sind beide Substanzen

innig miteinander verbunden; sie bilden im bläschenförmigen Kern einen zentralen Körper, das Karyosom, manchmal außerdem noch eine durch einen Zwischenraum vom Karyosom getrennte Kernrindenschicht. Das Material des Karyosoms kann in mehrere nukleolusartige Körper zerlegt oder in feinsten Körnchen auf dem Retikulum verbreitet sein. Ist das Kernretikulum sehr engmaschig, das Material des Karyosoms sehr fein auf ihm verteilt, so nehmen die Kerne ein massives Aussehen an, wie es namentlich bei Wimperinfusorien der Fall ist. Ab und zu findet man auch echte Nukleoli, Körper von Nukleolarsubstanz, welche sich vom Chromatin gesondert halten. Was ich hier mitteile, sind nur die wichtigsten Zustände des Protozoenkerns, dessen staunenswerte Mannigfaltigkeit noch dadurch erhöht wird, daß die Struktur mit den wechselnden Funktionszuständen des Tieres abändert.

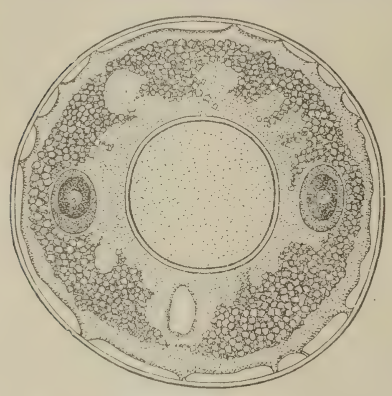


Fig. 11. Arcella vulgaris. Schale mit Schalenmündung, zum größten Teil von Protoplasma erfüllt; in letzterem 2 Kerne und das Chromidialnetz.

Neben dem Kern findet sich bei vielen Protozoen noch der Chromidialapparat (Fig. 11), ein außerhalb des Kerns dem Protoplasma eingelagertes Material, welches in seinem mikrochemischen Verhalten mit dem Chromatin übereinstimmt; es bildet entweder Fäden und Klümpchen — Chromidien — oder ein das Protoplasma durchsetzendes Netzwerk — Chromidialnetz. Die Zugehörigkeit des Chromidialapparats zum Kern wird, abgesehen von seinem färberischen Verhalten, auch durch den genetischen Zusammenhang, welcher zwischen beiden besteht, bewiesen. Denn es ist durch Beobachtung festgestellt, daß sowohl Chromidien durch Auflösung von Kernen entstehen, als auch, daß aus dem Chromidialnetz neue Kerne, die Sekundärkerne, gebildet werden können, während die anfangs vorhandenen Primärkerne zugrunde gehen.

Moneren. Die Beobachtung, daß bei Rhizopoden zu manchen Zeiten keine individualisierten Kerne vorkommen, weil dieselben durch den Chromidialapparat ersetzt sind, wirft neues Licht auf die Frage, ob es kernlose Organismen, sogenannte „Moneren" gibt. Solange die Technik im Nachweis der häufig schwer zu erkennenden Kerne eine sehr unvollkommene war, erfreute sich die von Haeckel stammende Lehre von den Moneren lebhaften Beifalls, zumal weil es leichter verständlich erschien, daß Organismen, welche nur aus einer einzigen Substanz, dem Protoplasma bestehen, durch Urzeugung entstehen können, als Zellen mit Kern und Protoplasma. Als dann die Zahl der früher für Moneren gehaltenen Organismen zunahm, bei denen der Nachweis von Kernen gelang, entschloß sich die Mehrzahl der Zoologen, die Gruppe der Moneren einzuziehen. Immerhin kennen wir auch jetzt noch Organismen, wie die *Bakterien*, in denen individualisierte Kerne nicht vorkommen. Hier sind dieselben offenbar dauernd durch ein Chromidialnetz ersetzt; es würde also auch hier der Zellkörper aus zweierlei Substanzen, aus Kernsubstanz und Protoplasma, bestehen, während der Schwer-

punkt der Monerenlehre auf den Nachweis einer einheitlichen Lebenssubstanz zu legen wäre.

Bedeutung des Kerns.

Die Lehre, daß zum Leben der Protozoen und wahrscheinlich aller tierischen und pflanzlichen Zellen das Zusammenwirken von Kernsubstanz und Protoplasma nötig ist, hat im Laufe der letzten Jahrzehnte weitere Stützen durch experimentelle Untersuchungen gefunden, welche angestellt wurden, um über die Bedeutung des Nukleus im Zellenleben Klarheit zu gewinnen. Einkernige Protozoen (*Amöben*, größere *Infusorien*) kann man durchschneiden und dadurch in ein kernhaltiges und ein kernloses Stück zerlegen. Beide Stücke bleiben zunächst am Leben und können sich mit Hilfe ihrer Pseudopodien (Amöben) oder ihrer Wimpern (Infusorien) fortbewegen; im weiteren Verlaufe, wenn auch vielfach erst nach 14 Tagen, sterben die kernlosen Stücke ab, während die kernhaltigen Stücke nicht nur dauernd am Leben bleiben, sondern auch die verloren gegangenen Teile regenerieren. Durch den Kernverlust muß somit eine Schädigung der Lebensfunktionen eingetreten sein. Es fragt sich welcher? Wenn ich die in manchen Punkten differierenden Ergebnisse der Experimente überblicke, so komme ich zu dem Resultat, daß bei kernlosen Stücken die Assimilationsfähigkeit aufgehört hat, dementsprechend die Fähigkeit, Nahrung aufzunehmen, zu verdauen und das Verdaute zum Aufbau neuen Protoplasmas und neuer Plasmaprodukte zu verwenden. In den meisten Fällen wird diese Auffassung durch die direkte Beobachtung bestätigt, indem bei kernlosen Stücken jede Regeneration unterbleibt, die einverleibten Nahrungskörper als unverdauliche Bestandteile ausgestoßen werden, auch wenn sie nicht verdaut sind, dagegen keine Neuaufnahme stattfindet. Wenn von den letzten beiden Sätzen gelegentlich Ausnahmen vorkommen, so liegt die Erklärung nahe, daß in diesen Fällen eine Nachwirkung des entfernten Kerns vorliegt, daß noch ein Vorrat von Enzymen vorhanden war, wie sie zur Nahrungsaufnahme und Verdauung nötig sind und wie sie unter Mitwirkung des Kerns erzeugt werden. Erregbarkeit und Bewegungsfähigkeit scheinen dagegen vom Kernverlust nicht direkt betroffen zu werden, da sie fast die ganze Zeit über fortdauern. Freilich ist die Fortdauer keine kontinuierliche, sondern stoßweise, indem Zeiten der Bewegung mit Zeiten der Ruhe wechseln. Solange eben das Substrat der Bewegung, das Protoplasma mit seinen Fortbewegungsorganen, noch intakt ist, geht seine Tätigkeit weiter. Merkwürdig ist dabei nur das Eine, daß die Kontraktilität nicht nach Art eines abrasselnden Uhrwerks durch ununterbrochene Tätigkeit erschöpft wird. Nicht minder interessant ist es, daß die kontraktile Vakuole in kernlosen Stücken erhalten bleibt und falls sie bei der Durchschneidung ihm entzogen wurde, sogar neu entsteht. Auch diese Tatsache spricht für die Annahme, daß relativ einfache, vielleicht unmittelbar physikalisch erklärbare Vorgänge die Entstehung der kontraktilen Vakuolen bedingen.

Es würde für das Verständnis der Lebensvorgänge nicht nur der Protozoen, sondern aller Organismen von der größten Bedeutung sein, wenn es gelänge, über die Wechselwirkung von Kern und Protoplasma genauere Vorstellungen zu gewinnen. Leider sind unsere Anschauungen hierüber noch zu wenig ge-

klärt, als daß es jetzt schon möglich wäre, eine kurze abschließende Darstellung zu geben. Das Sicherste, was wir über das Wechselverhältnis der beiden wichtigen Bestandteile wissen, wurde beim Studium der Fortpflanzung gefunden. Ehe wir aber auf diese letzte Grunderscheinung des Lebens eingehen, möchte ich hier einige Worte über einen Vorgang einschalten, der im Lebenshaushalt der Protozoen eine höchst bedeutsame Rolle spielt, den Enzystierungsprozeß.

Enzystierung. Die **Enzystierung** der Protozoen ist eine Schutzvorrichtung gegen Schädlichkeiten, vor allem gegen die Gefahr des Eintrocknens, welche eintritt, wenn Protozoen aus ihrer normalen flüssigen Umgebung an die Luft geraten. Man findet daher die Erscheinung fast ausschließlich bei parasitischen Protozoen, deren Entwicklungszustände, um von einem Wirt in den anderen zu gelangen, die Luft passieren müssen, und außerdem bei Süßwasserbewohnern, weil dieselben vorwiegend in Pfützen, Tümpeln und Weihern leben, welche gelegentlich eintrocknen und einfrieren, wodurch den Wasserbewohnern die Lebensbedingungen entzogen werden. Bei den meeresbewohnenden Protozoen ist die Enzystierung sehr selten; bei den typischen Repräsentanten des Meeres, den *Radiolarien* und *Polythalamien* fehlt sie ganz, so daß man Ursache hat, anzunehmen, daß, wo Enzystierung bei marinen Protozoen auftritt, sie eine von süßwasserbewohnenden Vorfahren ererbte Anpassung ist.

Bei der Enzystierung kugeln sich die Protozoen ab, d. h. sie nehmen die Form an, bei welcher die Körpermasse die geringste Oberfläche bietet. Dann werden Hüllen ausgeschieden, nicht selten von komplizierter Struktur, Gallerten, feste, undurchgängige Membranen, die ab und zu mit Kieselkörpern imprägniert sind. Ist die Enzystierung zum Abschluß gebracht, dann können Protozoen monate- ja sogar jahrelang an der Luft verharren, ohne ihre „Keimfähigkeit“ zu verlieren; d. h. sie bewahren die Fähigkeit aus der Hülle auszukriechen und zu neuem Leben zu erwachen, wenn sie in Wasser oder (bei Parasiten) in Gewebsflüssigkeit geraten. Die Enzystierung erklärt das rätselhafte Erscheinen von Lebewesen in Infusionen. Wenn Erde, Heu oder andere Materialien mit Wasser übergossen werden und in diesen „Infusionen“ sich reiches Protozoenleben entwickelt, so waren die Keime als Zysten zum Teil in dem übergossenen Material vorhanden gewesen, zum Teil waren sie durch Luft in die Infusion verschleppt worden. Sterilisiert man eine Infusion durch längeres, die Zysten tötendes Kochen, und verhindert den Zutritt neuer Zysten durch Verschluß, so entwickelt sich in ihr kein Leben. — Was die Protozoen zur Enzystierung veranlaßt, ist nicht genügend bekannt; es scheinen ähnliche Faktoren zu sein, welche die später zu besprechenden Befruchtungsvorgänge hervorrufen. In der Tat sind Enzystierung und Befruchtung nicht selten zeitlich verknüpft.

(Randnotiz: Erklärung der Infusionen.)

4 Fortpflanzung. Auch die **Fortpflanzung** der Protozoen hängt nicht selten mit der Enzystierung zusammen (*Gregarinen*, *Aktinosphaerien*), doch erfolgt sie meist außerhalb der Cyste, während die Tiere sich freier Ortsbewegung erfreuen. — Die einfachste und häufigste Form der Vermehrung ist die Zweiteilung, bei welcher das Tier durch eine meist senkrecht zur Längsachse verlaufende Furche in zwei gleichgroße

Stücke zerlegt wird. Seltener sind die verschiedenen Formen der Knospung, welche das Gemeinsame haben, daß ein kleineres Stück, die „Knospe“, sich von einem größeren, dem „Muttertier“, ablöst. Am deutlichsten ist der Charakter der Knospung, wenn die Knospe als ein seitlicher Auswuchs am Muttertier entsteht oder wenn von einem gemeinsamen Muttertier sich zahlreiche Knospen ablösen (laterale und multiple Knospung), welche häufig unvollkommen entwickelt sind und erst allmählich die Charaktere des Muttertiers annehmen. Ein bei Protozoen weit verbreiteter Vermehrungsprozeß ist schließlich die Sporenbildung, bei welcher das stark herangewachsene Tier in kurzer Zeit in viele, oft Hunderte und Tausende von Fortpflanzungskörpern, Sporen, zerlegt wird.

Teilung und Knospung führen bei Protozoen nicht selten zu Koloniebildung, indem die durch fortgesetzte Vermehrung entstandenen Tiere sich nicht vollkommen voneinander trennen, sondern in organischem Zusammenhang bleiben. So ist die in Fig. 6 abgebildete Carchesium-Kolonie dadurch entstanden, daß ein auf einem kontraktilen Stiel festsitzendes Muttertier sich teilte, die beiden Tochtertiere zusammenblieben und ein jedes von ihnen die Verlängerung des Stieles für sich fortführte. Die dadurch eingeleitete dichotomische Verästelung des Stieles muß sich bei jeder neuen Teilung wiederholen. So können Stöckchen von vielen Hunderten von Einzeltieren gebildet werden. Noch häufiger (Radiolarien, Flagellaten) kommt Koloniebildung dadurch zustande, daß die Abkömmlinge eines Muttertieres durch Gallerte vereint bleiben. Koloniebildung

Was uns bei den mannigfachen Fortpflanzungsarten der Protozoen am meisten interessiert, ist das Verhalten des Kerns. Bei Zweiteilung oder Knospung des Tieres vermehrt derselbe sich ebenfalls durch Zweiteilung. Die Teilung erfolgt jedoch nicht, wie die Kernteilung bei vielzelligen Pflanzen und Tieren, nach einem ziemlich gleichförmigen Schema, sondern liefert eine überraschende Mannigfaltigkeit von Bildern, welche zum Teil durch die Verschiedenartigkeit im Bau des ruhenden Kerns, zum Teil durch Artverschiedenheiten bedingt ist und dem Studium der Kernteilung ein besonderes Interesse verleiht. Wir finden alle Übergänge von einfacher Kerndurchschnürung (direkte Kernteilung) bis zu ganz komplizierten Formen von „Karyokinese“ (indirekte Kernteilung).

Direkte Kernteilung (sehr wohl zu unterscheiden von der später zu besprechenden Kernzerstückelung) findet sich namentlich bei chromatinreichen Kernen. Wie es Fig. 12 von einem Infusor darstellt, beginnt die Teilung mit der Konzentration des ovalen oder wurstförmig gestreckten, zweiteiligen oder rosenkranzförmigen Körpers zu einer gedrungenen, oft kugelförmigen Masse. Dann erfolgt eine Streckung in der Längsachse des Tieres, weiterhin eine allmähliche Durchschnürung, bis schließlich der durch einen dünnen Verbindungsfaden vermittelte Zusammenhang der sich bildenden Tochterkerne durchreißt. Da sich keinerlei Einwirkungen des umgebenden Protoplasmas erkennen lassen, ist die Kernteilung ein automatischer Vorgang. Wir haben Ursache, anzu- Direkte Kernteilung.

nehmen, daß das Liningerüst des Kerns Sitz der zur Teilung führenden Bewegungsvorgänge ist, was durch die reichlich angehäufte Masse von passiv an der Teilung beteiligtem Chromatin verdeckt wird. Immerhin kommt es schon bei manchen Infusorien vor, daß der Kern eine faserige Struktur annimmt, welche in dem Liningerüst ihre Ursache hat und ab und zu sogar zu komplizierteren Strukturen Anlaß gibt.

Ursache der Teilung.

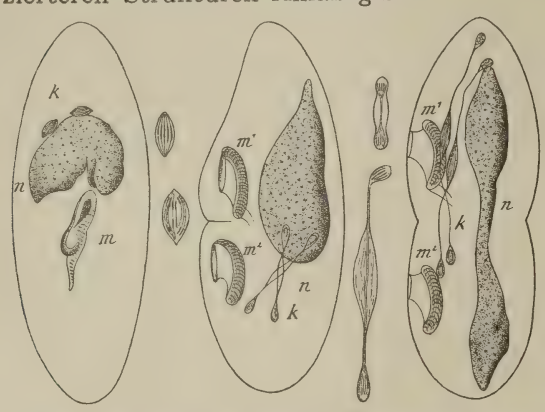


Fig. 12. Drei Stadien der Teilung von Paramaecium aurelia. Dazwischen Teilungsstadien der Nebenkerne stärker vergrößert. *n* Hauptkern, *k* Nebenkerne, *m* Mundöffnung.

Die kompakte Beschaffenheit des Kerns und die Art seiner Teilung gestatten bei Paramaecien und vielen anderen Infusorien den zeitlichen Verlauf des Kernwachstums von einer Teilung zur anderen und seine Beziehung zum Körperwachstum genauer als es sonst möglich ist, zu bestimmen und so tieferen Einblick in den ursächlichenZusammenhang des Teilungsvorgangs zu gewinnen. Es hat sich dabei herausgestellt, daß Infusorien, welche soeben aus einer Teilung hervorgegangen sind, bei guter Ernährung heranwachsen, bis sie nach einiger Zeit das Doppelte ihrer Größe erreicht haben. Dann tritt eine neue Teilung ein. Man könnte daraus schließen, daß für jede Infusorienart und so auch für alle übrigen Protozoenarten eine bestimmte von Art zu Art wechselnde Teilungsgröße gegeben sei. Von dieser Auffassung ausgehend, hat man lange Zeit die Teilung als ein „Wachstum über das individuelle Maß" definiert. Das Irrige dieser Auffassung geht schon daraus hervor, daß die Teilungsgrößen bei Individuen einer und derselben Art sehr verschieden sein können. Es gibt kleinwüchsige und großwüchsige Rassen. Innerhalb einer und derselben Rasse, z. B. bei Abkömmlingen eines und desselben Muttertieres (innerhalb einer sogenannten „reinen Linie") kann die Teilungsgröße weiterhin von den verschiedensten Faktoren bestimmt werden. Am klarsten liegen die Verhältnisse bei der Anwendung verschiedener Temperaturen. In höheren Temperaturen gezüchtete Infusorien sind sehr viel kleiner, vermehren sich dafür rascher als Infusorien, welche bei niederen Temperaturen gezüchtet werden. So sind z. B. Paramaecien bei einer Temperatur von 10 C. $1^1/_2$ mal so groß wie bei einer Temperatur von 25^0, Dilepten bei 12^0 C. sogar 6 mal so groß als bei 32^0. In analoger Weise hat es sich herausgestellt, daß dieselben Foraminiferenarten im kalten Wasser des Nordens eine viel bedeutendere Größe erreichen als im warmen Wasser dem Äquator benachbarter Meere. Ein weiteres Mittel, die Teilungsgröße der Infusorien zu verändern, ist darin gegeben, daß man durch störende Einflüsse, z. B. vorübergehende starke Abkühlung, eine schon eingeleitete Teilung rückgängig macht. Dann muß das Infusor, ähnlich wie es schon früher für Spirogyrazellen nachgewiesen wurde, bis auf das Doppelte

seiner gewöhnlichen Teilungsgröße heranwachsen, um sich von neuem teilen zu können.

Alle diese Verhältnisse werden unserem Verständnis nähergerückt, wenn wir die Wachstumsverhältnisse von Kern und Protoplasma von einer Teilung zur anderen miteinander vergleichen. Die Massenzunahme des Protoplasmas ist eine gleichmäßige. Der Kern dagegen nimmt nach Ablauf der Teilung zunächst an Masse ab, wächst dann lange Zeit über in ganz geringfügiger Weise, bis kurz vor der Teilung ein rapides Anwachsen des Kerns, das Teilungswachstum desselben einsetzt. Bezeichnen wir das Massenverhältnis von Kern und Protoplasma als Kernplasmarelation, so verschiebt sich dieselbe von dem durch eine vollzogene Teilung herbeigeführten Gleichgewichtszustand, der „Kernplasma-Norm", von einer Teilung zur anderen zu Ungunsten des Kerns, bis ein Maximum derselben, die „Kernplasmaspannung", erreicht ist. Offenbar sind die dann einsetzenden Stoffwechselvorgänge, welche das Wachstum des Kerns bis auf die durch die Kernplasma-Norm bedingte Größe veranlassen, Ursache, daß es zur Teilung kommt. Wird um diese Zeit durch künstliche Beeinflussung die Teilung unterdrückt und die Kernplasma-Norm ohne Teilung hergestellt, so muß durch ein abermaliges Anwachsen des Protoplasma eine erneute Kernplasmaspannung erzielt werden, ehe eine neue Teilung möglich ist. In analoger Weise hängt auch die Größenzunahme der Infusorien bei Kälte damit zusammen, daß proportional der Temperaturabnahme die Kernplasmarelation wächst.

Indirekte Kernteilung.

Bei den Infusorien gibt es nun einen Dimorphismus der Kerne, welcher uns später noch beschäftigen wird; er kommt darin zum Ausdruck, daß neben dem besprochenen chromatinreichen Kern, dem Hauptkern oder Makronukleus, ein oder mehrere meist chromatinarme Kerne, die Nebenkerne oder Mikronuklei, liegen (Fig. 4). Diese teilen sich in einer ganz anderen, an die Karyokinese der Tiere und Pflanzen erinnernden Weise (Fig. 12). Der Kern nimmt die Gestalt einer Spindel an; sein Liningerüst liefert feine, von einem Pol zum anderen verlaufende Fasern, die Spindelfasern; das spärliche Chromatin sammelt sich auf den Spindelfasern zu chromosomenähnlichen Körnchenreihen an und liefert so die Äquatorialplatte. Indem die Spindelfasern sich strecken, die Chromosomen der Äquatorialplatte sich teilen und die Tochterchromosomen der Seitenplatten liefern, indem der Spindelkörper sich schließlich in einer sehr komplizierten Weise, auf die ich hier nicht näher eingehen kann, durchschnürt, entstehen zwei Tochterkerne.

Eine weitere Annäherung an die Karyokinese der vielzelligen Tiere liefert uns die Kernteilung eines Rhizopoden, des *Actinosphaerium Eichhorni* (Fig. 13); dies geschieht dadurch, daß die beiden Enden der tonnenförmig gestalteten Kernspindel Einfluß auf die Anordnung des umgebenden Protoplasma gewinnen und Anhäufungen homogenen Protoplasmas, die Polkegel, veranlassen. Im übrigen verläuft die Teilung wie bei den Nebenkernspindeln der Infusorien. Im Äquator der Spindel bilden sich die Chromosomen; dieselben teilen sich in die Tochterchromosomen, welche nach den Spindelpolen auseinanderweichen und zu den zwei Tochterkernen verschmelzen.

Ein letztes Beispiel, welches wir betrachten wollen, besitzt schon die Grundzüge der Karyokinese der höheren Tiere, indem aus dem Kern heraus sich ein besonderes Teilungsorgan der Zelle das „Centrosoma“ entwickelt, welches die Teilung von Kern und Protoplasma beherrscht und ein harmonisches Inein-

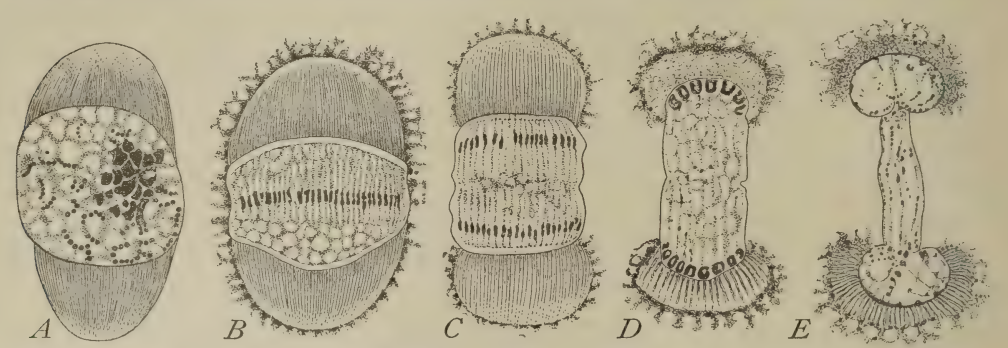


Fig. 13. Kernteilung von Actinosphaerium Eichhorni. *A* Kern, an dessen Enden sich Polkegel von Protoplasma entwickelt haben. *B* Kern nimmt eine tonnenförmige Gestalt und faserige (Spindel-) Struktur an. Chromatin in den Chromosomen der Äquatorialplatte angehäuft. *C* Chromosomen der Äquatorialplatte haben sich in die Chromosomen der Seitenplatten geteilt; Kern streckt sich zur Teilung. *D* und *E* vorgerücktere Stadien der Teilung.

andergreifen beider Prozesse bedingt. Die Abbildung (Fig. 14) bezieht sich auf einen Rhizopoden, *Acanthocystis aculeata*. Im Zentrum des ruhenden Tieres lagert das Zentralkorn, auf welches die Achsenfäden der Pseudopodien zu einer sternförmigen Figur orientiert sind. Das Zentralkorn (Centrosoma) teilt sich und liefert zwei Ausstrahlungszentren, zwischen welche der Kern mit den auch hier sich entwickelnden Polkegeln eingeschaltet wird. Aus dem Material der Plasmakegel und der Kernspindel entsteht eine einheitliche Spindel. Der weitere Verlauf und das Verhalten der Chromosomen sind die gleichen wie bei *Actinosphaerium*.

Wie die Abbildungen 12 und 14 zeigen, gehen Kernteilung und Teilung des gesamten Tieres bei den dargestellen Formen Hand in Hand. Bei Actinosphaerium ist das nicht der Fall; hier wächst das anfangs einkernige Tier unter ständiger Vermehrung seiner Kerne zu bedeutender Größe heran, so daß schließlich Tiere mit Hunderten von Kernen entstehen. Durch diese Vermehrung der Kerne wird weder eine höhere Leistungsfähigkeit erzielt, noch die Einheitlichkeit des Individuums irgendwie verändert. Wir haben daher alle Ursache, im vorliegenden Fall wie in den bei anderen Protozoen häufig vorkommenden Fällen von Vielkernigkeit (Fig. 8) von einem einzelligen Tiere mit vielen Kernen zu reden. Wenn bei einem stark wachsenden Tier in gleichem Maße eine Vermehrung der Kerne und damit auch der Kernsubstanz eintritt, so ist das nur ein Zeichen, daß von der Natur ein bestimmtes Massenverhältnis von Kern und Protoplasma eingehalten wird, eine bestimmte „Kernplasmarelation“. Für diese Auffassung liefern weitere Beweise die zahlreichen Fälle, in denen trotz enormen Wachstums des Gesamttieres die Einkernigkeit gewahrt bleibt. Dann wächst auch der Kern zu riesigen Dimensionen heran, so daß das sonst mikroskopisch kleine Gebilde mit bloßem Auge gesehen werden kann, wie es bei vielen Radiolarien beobachtet wird.

Aus einem großen Einzelkern entwickelt sich bei Protozoen nach einiger Zeit behufs Fortpflanzung stets wieder eine Vielheit von kleinen Kernen. Diese „Sekundärkerne" entstehen aus der Substanz und auf Kosten des „Primärkerns", so daß derselbe allmählich verbraucht wird und zugrunde geht. Damit

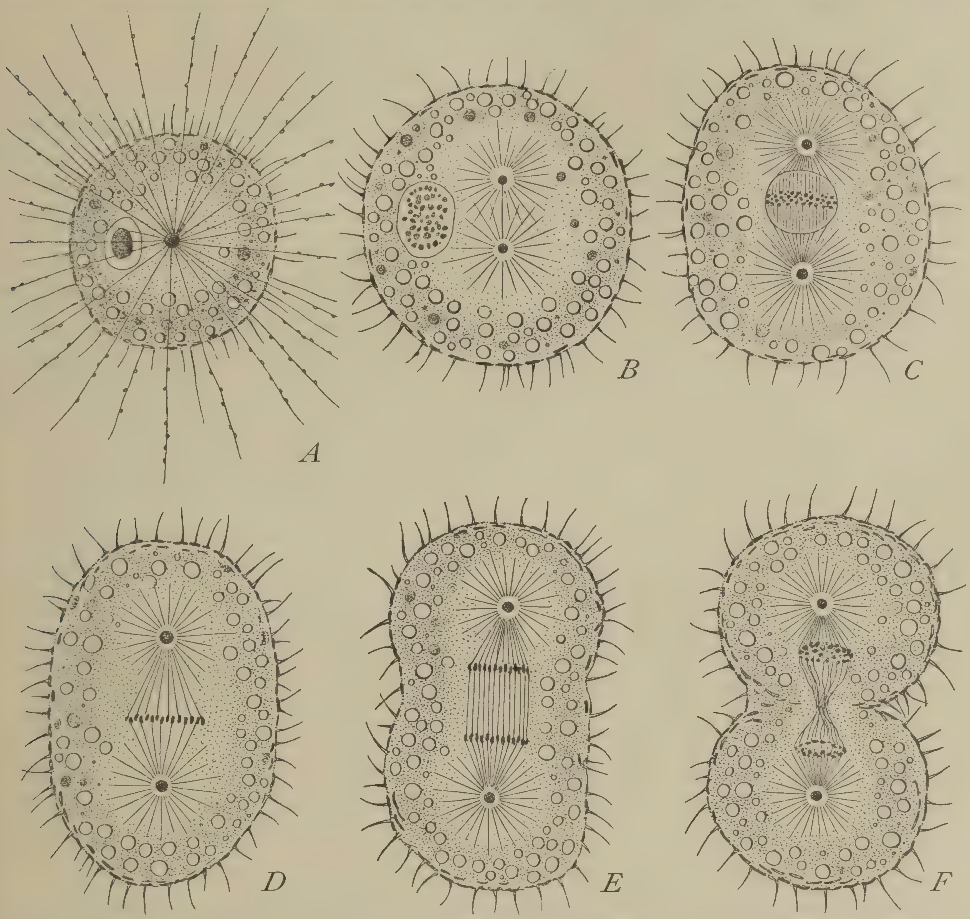


Fig. 14. Teilung von Acanthocystis aculeata (nach Schaudinn); karyokinetische Teilung des Kerns. *A* Tier mit ausgestreckten Pseudopodien, Achsenfäden derselben strahlen vom Centrosoma aus. *B* Teilung des Centrosoma; im Kern entwickeln sich die Chromosomen. *C* Kern tritt zwischen die auseinander rückenden Centrosomen und nimmt Spindelstruktur an. *D*, *E*, *F* verschiedene Stadien der Karyokinese und beginnende Teilung des Tierkörpers.

wird die oben schon erwähnte Sporen- oder Vielzellbildung eingeleitet. Denn nach der Zahl der Sekundärkerne teilt sich das Radiolar in viele einkernige Stücke, die Sporen, welche sich voneinander trennen und zu selbständigen jungen Individuen heranwachsen.

Der Übergang eines einkernigen großen Tieres in eine große Summe kleiner Sporen kann noch in einer anderen Weise bewirkt werden. Bei *Gregarinen* wird ähnlich wie bei reifenden Eiern vielzelliger Tiere die Hauptmasse des Primärkerns aufgelöst; nur ein kleiner Rest bleibt erhalten und teilt sich in rascher Aufeinanderfolge in eine Generation von Tochterkernen, welche der Ausgangspunkt für die Sporenbildung werden. Der Kern der Gregarine besteht somit

aus zweierlei Material, welches man als generatives Chromatin oder Idiochromatin und ernährendes oder Trophochromatin unterschieden hat. Das Trophochromatin war nur so lange nötig, als die Gregarine heranwuchs, und geht daher bei der Fortpflanzung zugrunde; das Idiochromatin dagegen bleibt erhalten, weil es die Fortpflanzung besorgt.

Dualismus der Kernsubstanzen.

Diese Lehre vom „Dualismus der Kernsubstanzen" hat unter Protozoenforschern viele Anhänger und wurde nicht nur auf alle Protozoen, sondern schließlich sogar auf das ganze Tier- und Pflanzenreich ausgedehnt. Sie wurde dadurch ermöglicht, daß es zuvor schon der Forschung geglückt war, einen Dualismus der Kerne bei großen Gruppen der Protozoen nachzuweisen. Wir kennen ihn von zwei Klassen, den Flagellaten und den Wimperinfusorien.

Dualismus der Kerne. a) Blepharoplast der Flagellaten.

Bei den binukleaten Flagellaten findet sich neben dem Hauptkern ein kleinerer Kern, der Blepharoplast, an der Basis der Geißeln (Fig. 3). Bei den Teilungen der Tiere teilt er sich selbständig; zu gewissen Zeiten scheint er durch Teilung des Hauptkerns neu zu entstehen. Seine Funktion ist nicht ganz klar; sie steht in offenbarem Zusammenhang mit der Funktion der Geißel.

b) Generativer und trophischer Kern der Wimperinfusorien.

Viel wichtiger für die uns beschäftigende Frage ist der Dualismus der Kerne bei den Wimperinfusorien, von dem schon früher gelegentlich die Rede war. Mit wenigen Ausnahmen besitzen die Wimperinfusorien einen einheitlichen großen Kern, den Hauptkern oder Makronukleus, neben demselben einen kleinen Kern, den Nebenkern oder Mikronukleus (Fig. 4 u. 7), der in einer Nische des Hauptkerns oder neben ihm oder auch abseits von ihm lagern kann. Bei manchen Arten (Fig. 12) können zwei, vier oder viele Nebenkerne neben dem einheitlichen Hauptkern vorkommen. Daß der Nebenkern ein Kern besonderer Art ist, geht aus seiner abweichenden Struktur hervor, sowie daraus, daß er sich unabhängig vom Hauptkern und nach einem ganz anderen Modus teilt (Fig. 12). Daß er auch im Haushalt der Infusorien eine andere Rolle spielt als der Hauptkern, zeigt unzweideutig sein Verhalten bei der „Konjugation". Das Studium dieser Vorgänge ist Ursache geworden, daß man den Nebenkern als generativen oder Geschlechtskern, den Hauptkern als trophischen oder somatischen Kern bezeichnet. Es handelt sich hier um eine Differenzierung zweier Kerne, wie sie oben für die Kernsubstanzen angenommen wurde und wie sie schon seit längerer Zeit nach dem Vorgang von Weismann für die Zellen eines jeden vielzelligen Organismus behauptet worden ist. Bei den vielzelligen Organismen kann es ja keinem Zweifel unterliegen, daß zwischen den Geschlechtszellen einerseits und allen übrigen Zellen, den Körperzellen andererseits, ein funktioneller Gegensatz gegeben ist, insofern die somatischen Zellen der Erhaltung des Individuums, die Geschlechtszellen der Erhaltung der Art dienen.

Befruchtungsvorgänge der Protozoen.

Wir werden so durch den Gang unserer Betrachtungen auf die Befruchtungsvorgänge der Protozoen, auf ihre Geschlechtstätigkeit geführt, eines der interessantesten Kapitel der Protozoenkunde.

Es ist noch nicht allzu lange her, daß man unter den Charakteren der Protozoen den Mangel der geschlechtlichen Fortpflanzung aufführte. Erst all-

mählich wurde man mit den periodisch auftretenden Vereinigungen dieser Tiere bekannt, welche man Konjugationen und Kopulationen nennt, und mußte sich überzeugen, daß das Wesentliche bei denselben die mit ihnen verknüpften Befruchtungsvorgänge sind. In den letzten Dezennien haben sich dann die Beobachtungen über Befruchtungsvorgänge bei den Protozoen in so rascher Aufeinanderfolge gemehrt, daß es keine größere Abteilung der Protozoen gibt, aus der nicht die Erscheinung bekannt geworden wäre. Wir haben daher allen Grund, den Satz zu verfechten, daß Befruchtungsvorgänge zeitweilig in den Entwicklungsgang eines jeden Urtieres eingeschaltet sind. Daraus folgt dann weiter, daß die Befruchtung zu den fundamentalen Vorgängen jeglichen organischen Lebens gehört.

Was nun dem Studium des Befruchtungsprozesses bei Protozoen seine besondere Bedeutung verleiht, ist die hier herrschende ungeheure Mannigfaltigkeit, eine Mannigfaltigkeit, welche nicht nur im verschiedenen Verlauf der betreffenden Vorgänge zum Ausdruck kommt, sondern auch im Einfluß, den die Vorgänge auf den Lebenszyklus der Protozoen ausüben.

a) Plasmogamie.

Wir beginnen unsere Besprechung mit den Vereinigungen, welche man „Plasmogamien“ nennt. Dieselben finden sich vornehmlich bei Rhizopoden. Zwei oder mehr Individuen vereinigen sich untereinander durch Plasmabrücken, bleiben eine Zeitlang vereinigt und gehen dann wieder auseinander, ohne daß erkennbare Veränderungen eingetreten wären. Bei skelettlosen vielkernigen Formen, wie den Sonnentierchen und den Mycetozoen, kann die Vereinigung eine innigere werden und zur Bildung von Riesenindividuen führen, welche unter Umständen wieder in viele kleinere Individuen auseinandergehen. Diese Vorgänge haben sicherlich ihre gute physiologische Bedeutung, wenn auch der Zweck derselben sich unserer Beurteilung noch entzieht. Man kann nur vermuten, daß die durch Plasmogamie bedingte Vermischung verschieden beschaffenen Protoplasmas irgendwelche günstigeren Bedingungen für die Assimilation liefert.

b) Karyogamie

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Plasmogamien Vorläufer der echten Befruchtungsvorgänge, der Karyogamien, sind. Für letztere ist zweierlei charakteristisch: 1. daß die Kerne der sich vereinigenden Tiere zu einem „Synkaryon“ verschmelzen, 2. daß diesem eigentlichen Befruchtungsakt Veränderungen der Kerne vorausgehen, welche man als Reifungsvorgänge bezeichnen muß, weil sie in vielen Fällen, vielleicht sogar stets, in allen wesentlichen Punkten mit den Reifungsvorgängen vielzelliger Tiere übereinstimmen.

Reifung der Geschlechtskerne.

Die Reifungsvorgänge, über welche freilich bei vielen Protozoen noch nichts bekannt ist, bestehen darin, daß die zur Befruchtung bestimmten Kerne, die wir nunmehr die Geschlechtskerne nennen wollen, zuvor zwei Teilungen durchmachen, so daß vier Kerne gebildet werden. Von denselben gehen in der Regel drei zugrunde und nur der vierte wird bei der Befruchtung verwandt. Die drei zugrunde gehenden Kerne sind den Richtungskörpern des tierischen Eies vergleichbar (vgl. das Kapitel über Eireife). Wie bei der Eireife kann die Zahl der Richtungskörper auch nur zwei betragen, indem eine Teilung unterbleibt.

Der Zweck der Einrichtung ist eine Halbierung der gesamten Chromatinmenge und zugleich eine Halbierung der Zahl der Chromosomen. Diese „Reduktion" ist bei allen Tieren und Pflanzen nötig, damit die Verdoppelung der Chromosomenzahl, wie sie durch die Bildung des Synkaryon herbeigeführt wird, bei der Befruchtung nicht zu einer Verdoppelung der für die jedesmalige Art charakteristischen Chromosomenzahl führt.

In den Fällen, in denen man keine Richtungskörper hat nachweisen können, scheinen die Reifeteilungen der Geschlechtskerne gleichwohl vorhanden zu sein; sie haben hier wahrscheinlich den Charakter der Reifeteilungen, wie sie bei der Entwicklung der Spermatozoen vorkommen, bei denen alle vier aus der Teilung resultierenden Kerne als Geschlechtskerne funktionieren.

Isogamie.

Protozoenindividuen, welche anstatt sich weiterhin durch Teilung zu vermehren, sich paarweise untereinander vereinigen, nennt man Gameten; dieselben können untereinander gleich sein bis auf die geringen Unterschiede, wie sie wohl überall zwischen verschiedenen Individuen derselben Art vorkommen. Dann spricht man von Isogameten (Fig. 15 u. 17). Der Befruchtungsvorgang selbst besitzt den Charakter der „Isogamie"; diese ist somit eine Befruchtung, bei welcher ein Merkmal, welches uns sonst mit der Befruchtung untrennbar verbunden erscheint, die sexuelle Differenzierung, die Unterscheidung von „männlich" und „weiblich", noch fehlt.

Autogamie von Actinosphaerium.

Der eine der beiden uns zur Illustration dienenden Fälle stellt den Befruchtungsprozeß eines vielkernigen Rhizopoden, des Sonnentierchens *Actinosphaerium Eichhorni*, dar. Dasselbe enzystiert sich, wenn es zur Befruchtung schreitet, und bildet ca. 90 % seiner Kerne zurück; dann teilt es sich in ebensoviel Stücke als die Zahl der übriggebliebenen Kerne, der Geschlechtskerne, beträgt. Diese einkernigen Stücke umgeben sich abermals mit einer Hülle; es sind die Primärzysten, deren weitere Entwicklung in Fig. 15 dargestellt ist. Jede Primärzyste teilt sich in zwei Stücke, die Gameten; jeder Gamet bildet erst den einen (*A*), dann den zweiten Richtungskörper (*B*), welche aus dem Gameten heraustreten, aber noch eine Zeitlang durch Färbung als intensiv gefärbte Körper nachgewiesen werden können. Nach Ablauf der Reife verschmelzen die Gameten untereinander (*C*) und umgeben sich, wenn die Verschmelzung durch

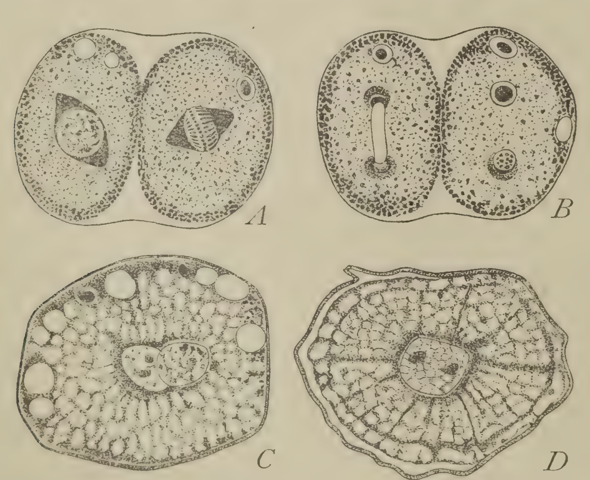


Fig. 15. Isogame Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. *A* Primärzyste in zwei Sekundärzysten geteilt, die linke Sekundärzyste beginnt die Reifeteilung, die rechte hat den ersten Richtungskörper gebildet, ihr Kern beginnt die zweite Reifeteilung. *B* Verschiedene Stadien der Bildung des zweiten Richtungskörpers. *C* Verschmelzung der herangereiften Sekundärzysten, Kerne in Verschmelzung begriffen, Richtungskörper noch erhalten. *D* Kerne zum Synkaryon verschmolzen, Richtungskörper rückgebildet, neue Zystenmembran gebildet.

Bildung des Synkaryon zum Abschluß gelangt ist, mit einer festen Hülle (*D*). Wir haben es hier mit einem extremen Fall von „Inzucht" zu tun, insofern bei der Befruchtung Schwesterzellen sich untereinander vereinigen. Ähnliche Fälle hat man mehrfach beobachtet und für sie den Namen „Autogamie" eingeführt.

Im Gegensatz zur Isogamie kommt es bei vielen Gruppen der Protozoen zur sexuellen Differenzierung, welche entweder nur schwach angedeutet oder ebenso hochgradig ausgeprägt ist, wie zwischen Eiern und Spermatozoen vielzelliger Tiere. Um ein Beispiel von typischer „Anisogamie" genauer zu schildern, wähle ich den Entwicklungsgang des Malariaparasiten.

Das *Plasmodium malariae* (Fig. 16) dringt in die roten Blutkörperchen des Menschen ein, von denen es sich ernährt (*A*); es wächst heran und teilt sich (*B*); Anisogamie des Malariaparasiten.

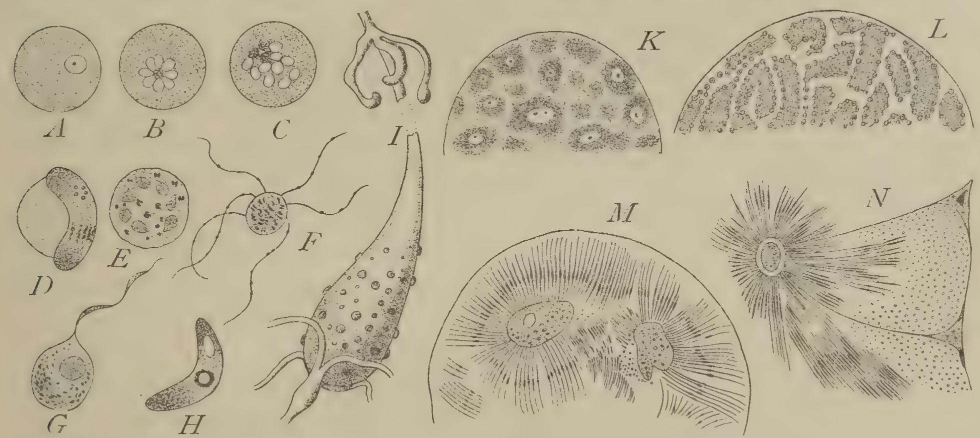


Fig. 16. Entwicklung des Malariaparasiten. *A* Frisch infiziertes Blutkörperchen. *B, C* Vermehrung des Parasiten im Blutkörperchen. *D* Bildung eines „Halbmonds". *E, F* Umbildung eines Mikrogametozyten in Mikrogameten. *G* Befruchtung (Verschmelzung eines Mikrogameten mit einem Makrogameten). *H* Ookinet. *I* Darm einer infizierten Mücke. Vorderdarm mit Speicheldrüsen, Mitteldarm und Enddarm, ersterer mit zahlreichen verschieden großen herangewachsenen Ookineten, letzterer mit Malpighischen Gefäßen. *K—M* verschiedene Stadien der Entwicklung des Ookineten zu Sporozoiten. *N* Einige Speicheldrüsenzellen der Mücke mit Sporozoiten infiziert. Fig. *I* ist bei Lupenvergrößerung, alle übrigen Figuren bei sehr starker Vergrößerung gezeichnet.

durch den Zerfall des Blutkörperchens, welcher den für das Wechselfieber charakteristischen Fieberanfall verursacht, werden die Teilstücke frei und infizieren neue Blutkörperchen, in denen sich der geschilderte Vermehrungsprozeß wiederholt. Nachdem viele Generationen des Plasmodium aufeinander gefolgt sind, nimmt der Entwicklungszyklus einen anderen Charakter an. Die in ein Blutkörperchen eingedrungenen Parasiten wachsen heran, ohne sich zu teilen (*D*); sie werden zu den sogenannten Halbmonden, unter denen man zwei Formen, Makrogametozyten und Mikrogametozyten, unterscheidet. Beide werden durch Zerfall der Blutkörperchen frei; zunächst durch geringfügige Merkmale unterschieden, offenbaren sie ihre sexuelle Verschiedenartigkeit, wenn sie durch den Stich und den Saugakt einer Stechmücke (verschiedener Arten der Gattung *Anopheles*, besonders *A. claviger*) in den Darm dieses Tieres aufgenommen werden. Hier reift der Makrogametozyt zum Makrogameten heran, der Mikrogametozyt (*E, F*) liefert durch Teilung mehrere (wahrscheinlich acht) Mikrogameten, kleine fadenförmige bewegliche Gebilde, welche den Makro-

gameten aufsuchen und mit ihm verschmelzen (Befruchtung) (*G*). Der befruchtete Makrogametozyt (Ookinet (*H*) genannt) wandert in die Darmwand der Mücke, wächst hier enorm heran (*I*) und liefert durch einen sehr verwickelten Zellvermehrungsprozeß viele Hunderte von sichelförmigen Keimen (*K*, *L*, *M*), Sporozoiten, welche sich freimachen und in die Speicheldrüse der Mücke (*N*) eindringen. Von hier gelangen sie durch den Stich der Mücke in das Blut des Menschen und bedingen so die Malariainfektion.

Kopulation und Konjugation.

In den beiden genauer besprochenen Fällen sahen wir eine vollkommene Verschmelzung der Gameten, eine Kopulation, eintreten. Dieselbe ist die bei den Protozoen am meisten verbreitete Form der Befruchtung; von ihr unterscheidet sich die Konjugation, welche auf die Klasse der Infusorien beschränkt ist, dadurch, daß die Gameten sich nur vorübergehend vereinigen, dann aber auseinandergehen. Dies ist dadurch ermöglicht, daß es zu einer gekreuzten Befruchtung kommt. Aus dem genaueren Studium der Vorgänge ergibt sich die oben schon besprochene Deutung, daß der Hauptkern der Infusorien ein trophischer, der Nebenkern ein Geschlechtskern ist. Es stellt sich nämlich heraus, daß der Hauptkern im Verlaufe der Konjugation zerstückelt wird und schließlich zugrunde geht, ein Vorgang, auf den ich hier nicht näher eingehe. Dieser Degenerationsprozeß des Hauptkerns (Fig. 17*k*) kann schon beginnen zur Zeit, in der die beiden Infusorien „konjugieren", d. h. vereint herumschwimmen; zum Abschluß gelangt er erst spät, nachdem lange zuvor die Tiere sich wieder getrennt haben. In die Zeit der Konjugation fallen die bemerkenswerten

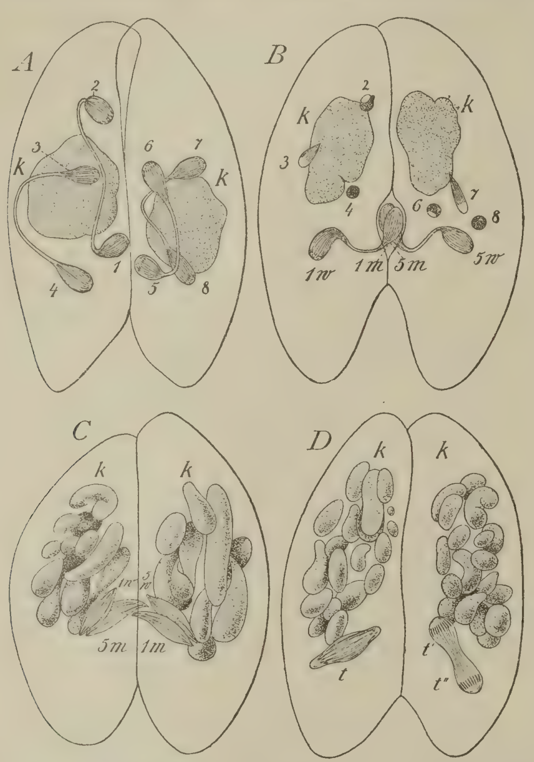


Fig. 17. Konjugation von Paramaecium. *k* der Hauptkern in *A* und *B* noch unverändert, in *C* und *D* in beginnendem Zerfall. *A* Zweite Reifeteilung des Nebenkerns, 1—4 die vier Teilprodukte des einen, 5—8 die vier Teilprodukte des anderen Gameten. *B* Die Teilprodukte 2—4 und 6—8 gehen zugrunde, 1 und 5 teilen sich in den Wanderkern (*m* männlicher Kern) und in den stationären Kern (*w* weiblicher Kern). *C* Die ausgetauschten Wanderkerne verschmelzen mit den stationären Kernen, m^1 mit w^5, m^5 mit w^1 (Befruchtung). *D* Das Synkaryon (*t*) teilt sich in *t'* und *t''*, die Anlagen des neuen Haupt- und Nebenkerns.

Umgestaltungen des Nebenkerns, welche mit der Befruchtung enden. Zunächst erfährt der Nebenkern die zwei Reifeteilungen (*A*). Von den vier Teilprodukten gehen drei zugrunde, eines bleibt erhalten und zwar der Kern, welcher an einer Stelle liegt, an welcher die Verbindung der beiden „Konjuganten" am innigsten ist, indem hier die Körper beider durch eine Brücke verbunden sind (*B*). Der durch seine Lage begünstigte, gereifte Nebenkern teilt

sich in jedem Tier noch einmal in ein der Plasmabrücke benachbartes Stück, den Wanderkern *(m)*, und ein in die Tiefe rückendes Stück, den stationären Kern *(w)*. Nunmehr werden die beiden Wanderkerne zwischen den beiden Konjuganten ausgetauscht, indem sie auf der Protoplasmabrücke, der eine von Tier *a* nach Tier *b*, der andere von *b* nach *a* wandert; darauf vereinigen sie sich mit den stationären Kernen zum Synkaryon (*C*). Dieses wird somit von Kernen gebildet, welche von zwei verschiedenen Tieren stammen. Nachdem der Zweck der Konjugation, eine gekreuzte Befruchtung der Nebenkerne, erzielt ist, gehen die Konjuganten wieder auseinander. Während die Nebenkerne bei gewöhnlichen Teilungen immer nur wieder Nebenkerne liefern, hat das Synkaryon, der befruchtete Nebenkern, durch die Reifung und Befruchtung neue Eigenschaften gewonnen. Es (*D, t*) teilt sich in Kerne von ungleichem Wert; die einen Kerne werden wieder Nebenkerne, die anderen liefern den Ersatz für den infolge der Konjugation zugrunde gehenden Hauptkern. Wir haben hier einen interessanten Parallelismus zu den Verhältnissen vielzelliger Tiere, deren Geschlechtszellen ebenfalls lange Zeit über sich durch Teilung vermehren, aber immer nur wieder Geschlechtszellen liefern. Gereift und befruchtet liefern sie durch fortgesetzte Teilung ein neues Individuum, das sich aus somatischen Zellen und Geschlechtszellen aufbaut.

Man könnte nun die Frage aufwerfen, ob man nicht den Wanderkern den männlichen, den stationären Kern den weiblichen Kern nennen sollte, da der erstere sich wie der Samenkern, der letztere wie der Eikern bei Tieren und Pflanzen verhält. Die Beobachtungen über die Beschaffenheit der Kerne geben uns kein Recht, eine derartige prinzipielle Unterscheidung der Kerne durchzuführen; sie lassen erkennen, daß die beiden Kerne vollkommen gleich gebaut sind. Hierfür spricht auch der Verlauf der seltenen Fälle von anisogamer Konjugation, wie sie bei *Vorticellinen* vorkommen (Fig. 6). Bei der koloniebildenden Vorticelline *Carchesium polypinum* teilen sich einige Individuen rasch hintereinander und liefern Mikrogameten; diese suchen ungeteilt gebliebene Tiere, Makrogameten, auf und vereinigen sich mit ihnen. Die Kernveränderungen sind die gleichen wie bei der Konjugation der Paramaecien. Die geringe Körpermasse des Mikrogameten wird aber Ursache, daß er schließlich zum größten Teil — mit Ausnahme eines zugrunde gehenden Restes — vom Makrogameten aufgesaugt wird, womit die Konjugation den Charakter der Kopulation gewinnt. Anstatt zweier Kernverschmelzungen ist daher nur eine nötig; dabei verschmelzen die Wanderkerne von Makro- und Mikrogameten, ein Zeichen, daß Wanderkerne und stationäre Kerne untereinander gleich sind.

Ehe wir die Mannigfaltigkeit der mitgeteilten Befruchtungserscheinungen einer kritischen Beurteilung unterwerfen, müssen wir noch die Art, in welcher Weise die Befruchtung in den Lebenszyklus der Protozoen eingreift, besprechen. Auch dabei ergeben sich bemerkenswerte Besonderheiten im Vergleich zu höheren Tieren und Pflanzen. Bei diesen spricht man von „geschlechtlicher Fortpflanzung", weil wir überall die Befruchtung mit der Bildung neuer Individuen vereint finden. Und so hat man auch bei Protozoen versucht, die

Physiologische Bedeutung der Befruchtung.

Befruchtung mit der Fortpflanzung in Beziehung zu bringen. In der Tat gibt es auch nicht wenige Fälle, in denen diese Auffassung zutrifft. Bei den Malariaparasiten wird, wie wir gesehen haben, der Lebenszyklus durch den Vorgang der Befruchtung in zwei Perioden abgeteilt, eine der Befruchtung vorausgehende, also progame Periode, in welcher sich die Vermehrung der Parasiten in den Blutkörperchen abspielt (die Schizogonie) und eine der Befruchtung folgende, metagame Periode, in welcher in den Wandungen des Mückendarms eine ganz anders geartete Vermehrungsweise, die Sporogonie, Platz greift. Die Befruchtung tritt ein, wenn die progame Entwicklung zum Stillstand gekommen ist. Die verloren gegangene Vermehrungsfähigkeit wird durch dieselbe zur metagamen Entwicklung neu angefacht. Die metagame Entwicklung könnte man somit als geschlechtliche Fortpflanzung bezeichnen, die progame als ungeschlechtliche; beide würden sich zu einem Generationswechsel kombinieren, wie wir ihn auch sonst von Tieren und Pflanzen kennen.

Die hiermit sich ergebende Analogie zu den Vorgängen bei vielzelligen Tieren läßt uns jedoch im Stich, wenn wir unsere Betrachtung auf die Wimperinfusorien ausdehnen. Nach einer Periode lebhafter Teilungen treten bei denselben sogenannte Konjugationsepidemien auf, an welchen aber immer nur ein größerer oder kleinerer Prozentsatz einer Kultur beteiligt ist. Auf die Konjugation folgt dann eine Zeit, in welcher die Vermehrung sehr langsam vor sich geht; das ist die Zeit, in welcher der Kernapparat neu organisiert, der alte Hauptkern resorbiert und der neue ausgebildet werden muß. Auch nach beendeter Reorganisation ist der Teilungsrhythmus kein lebhafterer als er vorher war. Man kann folgendes Experiment machen. Wenn eine Kopula sich ganz frisch gebildet hat, kann man sie sprengen und die getrennten Tiere bei gutem Futter weiter züchten. Dann teilen sich dieselben in einem sehr lebhaften Tempo weiter. Somit ist nicht einmal eine Zeit der Teilungsunfähigkeit der Konjugation vorausgegangen; erstere kann somit nicht Ursache der letzteren sein. Manche Infusorien hat man unter sorgfältiger Kontrolle mehrere Jahre lang kultiviert, ohne daß Teilungsunfähigkeit und infolgedessen Konjugation eingetreten wäre. Günstige Ernährungsbedingungen können somit das Eintreten von Konjugationen verhindern. Alle diese Tatsachen lassen erkennen, daß die Konjugation der Wimperinfusorien keinen direkten Einfluß auf die Vermehrung hat.

Wir kennen noch eine dritte Art, in welcher die Befruchtung den Entwicklungsgang eines Protozoon beeinflussen kann; er findet sich bei Rhizopoden und Flagellaten. Hier tritt nach Ablauf der Befruchtung Enzystierung ein und mit derselben ein nach Wochen und Monaten sich bemessender Stillstand der Teilung. Letztere beginnt erst wieder, wenn nach längerer Ruhe das Tier die Zyste verläßt und neu zu fressen anfängt.

Wenn wir nun das Tatsachenmaterial überblicken, welches das Studium der Protozoenbefruchtung gefördert hat, so kommen wir zu folgenden bemerkenswerten Resultaten.

1. Die Befruchtung setzt nicht die geschlechtliche Differenzierung voraus; vielmehr hat sich die Unterscheidung männlicher und weiblicher Elemente erst im Verlaufe der Vervollkommnung der Befruchtungsvorgänge entwickelt.

2. Die Befruchtung der Protozoen als solche steht auch mit der Fortpflanzung in keinem unmittelbaren und notwendigen Zusammenhang; man kann sie nicht als ein Mittel betrachten, eine zum Stillstand gelangte Entwicklung anzuregen; wo eine solche Entwicklungsanregung vorliegt, ist sie offenbar zu dem, was den eigentlichen Charakter der Befruchtung ausmacht, neu hinzugetreten.

3. Es gibt nur einen durch die bunte Mannigfaltigkeit der Erscheinungen sich hindurchziehenden Charakter; das ist die Vereinigung zweier Kerne, welche aus verschiedenen Individuen stammen. Die Befruchtung ist somit die Vereinigung individueller Verschiedenheiten zweier Kerne. Hierbei ist nun von der größten Tragweite das schon früher gewonnene Resultat, daß die Kerne auf den Chemismus und somit auf alle organisierenden Prozesse der Zelle einen bestimmenden Einfluß ausüben. Auf diese Erfahrung hin und auf Grund eines reichen, bei vielzelligen Organismen gewonnenen Beweismaterials erblicken wir in den Kernen wichtige Eigenschaftsträger. Ihre Vereinigung ist somit Vereinigung individuell verschiedener Eigenschaften, ist „Amphimixis" (Weismann).

4. Überraschend ist es, daß die Amphimixis in nicht wenigen Fällen eine so starke Abschwächung erfahren kann, daß ihr Effekt gleich Null sein muß, wie es bei der Autogamie der Fall ist. Hier tritt ein zweiter Faktor in den Vordergrund, welcher mit der Amphimixis verbunden ist und der in einer intensiven Umwandlung der Zelle sich ausspricht, wie sie durch die Reifeteilung und die Wechselbeziehung des neuen Kerns, des Synkaryon, zum Protoplasma gegeben ist.

Physiologische Bedeutung der Befruchtung.

Wir sind durch den Gang unserer Betrachtungen vor die Frage gestellt, welche Vorteile sind für den Organismus durch die Amphimixis und die durch sie bedingte Umorganisation gegeben? Das ist eine Frage, welche auf allen Gebieten des organischen Lebens uns entgegentritt, für deren Förderung und Beantwortung aber nirgends die Bedingungen so günstig sind wie bei einzelligen Tieren und Pflanzen. Denn was die Befruchtung leistet, kommt hier unmittelbar an den zur Befruchtung dienenden Zellen zum Ausdruck, nicht erst an den aus Teilung dieser Zellen entstandenen neuen vielzelligen Organismen.

So ist es denn begreiflich, daß man besonders bei Protozoen das Befruchtungsproblem zum Gegenstand mannigfacher experimenteller Untersuchungen gemacht hat, welche, wenn auch nicht zu entscheidenden Resultaten, so doch zu manchen interessanten Ergebnissen geführt haben.

Ursache der Konjugation und Kopulation.

Die erste zu entscheidende Frage ist: Was veranlaßt die Protozoen zur Konjugation und Kopulation? Man kann hierüber zunächst nur sagen, daß es sich um eine Wechselwirkung äußerer und innerer Faktoren handelt. Die inneren Faktoren können wir uns nur vorstellen als Veränderungen in der Organisation, welche durch den ständig fortschreitenden Vermehrungsprozeß

der Protozoen herbeigeführt werden. Ich habe mich in einer Anzahl Arbeiten bemüht, wahrscheinlich zu machen,daß diese Veränderungen das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma, die Kernplasmarelation betreffen, welche ja auch sonst für den Organismus von fundamentaler Bedeutung ist. Die Frage ist noch zu wenig geklärt, als daß sie hier erörtert werden könnte. Wir können nur sagen, daß die inneren Faktoren im Laufe der Zeit zu einem Zustand der Zelle führen, welchen man als ihre ,,Konjugationsreife" bezeichnet hat.

Den inneren Faktoren stehen die äußeren gegenüber, der Wechsel der Existenzbedingungen, wie er durch gute Ernährung oder Hunger, hohe oder niedere Temperaturen, chemische und physikalische Beschaffenheit des den Tieren zum Aufenthalt dienenden Wassers gegeben ist. Man hat sehr häufig durch Hunger, Beimengung chemischer Stoffe zum Wasser Befruchtungsprozesse ausgelöst, ohne daß es jedoch geglückt wäre, eine Methode ausfindig zu machen, welche unter allen Umständen zu dem gewünschten Resultat führen würde. Dies kommt offenbar daher, daß es sich in jedem einzelnen Fall um ein Zusammenwirken äußerer und innerer Faktoren handelt, wie ich das im folgenden an einer Reihe von Beispielen erläutern möchte. Es ist geglückt, durch günstige Existenzbedingungen, besonders durch reiche Fütterung, jahrelang den Eintritt der Konjugation bei einem der verbreitetsten Infusorien, dem Paramaecium putrinum, zu verhindern. Andererseits verursachen Hunger und andere die Befruchtung begünstigende Faktoren keine Konjugation, wenn nicht die dazu erforderliche ,,Reife" vorhanden ist. Am beweisendsten für die Notwendigkeit des Mitwirkens innerer Faktoren ist die Erscheinung, daß von Protozoen, welche unter ganz gleichen Bedingungen leben, immer nur ein größerer oder geringerer Prozentsatz konjugiert, während andere fortfahren, sich zu teilen, oder wenn sie ohne jegliche Nahrung sind, allmählich verhungern. So ist das Endresultat dieser Protozoenforschungen zunächst noch kein befriedigendes. Zwar ist das Befruchtungsproblem experimenteller Untersuchung zugängig gemacht; aber von einer befriedigenden Lösung sind wir noch weit entfernt.

Unsterblichkeit der Protozoen.

Das Befruchtungsproblem steht in engstem Zusammenhang mit einem weiteren Problem, über welches ich jetzt noch einiges sagen möchte. Vor Jahren hat Weismann den Satz aufgestellt, daß die einzelligen Organismen und so auch die Protozoen ,,unsterblich" seien; er wollte damit selbstverständlich nicht in Abrede stellen, daß Protozoen durch ungünstige Lebensbedingungen oder starke, auf sie wirkende Schädlichkeiten vernichtet werden können; unsterblich seien die Protozoen nur insofern, als sie dem physiologischen Tod, dem Tod, welcher die notwendige Konsequenz innerer Bedingungen ist, nicht unterworfen sind. Dieser physiologische Tod sei vielmehr eine Eigentümlichkeit der vielzelligen Tiere, ein Neuerwerb derselben, welcher dadurch notwendig geworden sei, daß sich bei Metazoen eine Arbeitsteilung zwischen Geschlechtszellen und somatischen Zellen vollzogen habe. Die letzteren, das Soma, seien, wenn man sie auch noch so gut vor äußeren Schädlichkeiten bewahre, dem Untergang geweiht; die Geschlechtszellen dagegen hätten den Charakter der Unsterblichkeit von den Protozoen

überkommen und bewahrt und gäben die Garantie für die Fortexistenz der Lebewesen.

Daß die jetzt lebenden Arten der Protozoen, seitdem sie existieren, sich durch fortgesetzte Teilung erhalten haben und noch erhalten, kann nicht in Zweifel gezogen werden. Ebenso steht es — vielleicht machen nur wenige sehr niedrig organisierte Tiere, von denen man nur Vermehrung durch Teilung kennt, eine Ausnahme — fest, daß vielzellige Tiere eine begrenzte Lebensdauer haben. Während die Kontinuität des Lebens bei den Einzelligen durch die Individuen selbst gewahrt wird, wird dieselbe bei den Vielzelligen durch ihre Geschlechtszellen vermittelt. Soweit bestehen die Erwägungen Weismanns vollkommen zu Recht. Fraglich bleibt nur, ob diese Sachlage uns berechtigt, den von Weismann erläuterten prinzipiellen Gegensatz zwischen Protozoen und Metazoen anzunehmen, oder ob nicht vielmehr bei den Protozoen Erscheinungen existieren, welche den physiologischen Tod der Vielzelligen vorbereiten. Derartige Erscheinungen haben wir bei den Wimperinfusorien kennen gelernt, bei denen zeitweilig der funktionierende Kern zugrunde geht und durch Abkömmlinge des Geschlechtskerns ersetzt wird, bei denen somit ein partieller Tod der Zelle eintritt, welcher nur deshalb sich nicht zu einem Tod des gesamten Organismus erweitert, weil die Zelle die Fähigkeit hat, für das Verlorengegangene Ersatz zu schaffen und somit sich zu regenerieren. Es fragt sich nun, ob der partielle Zelltod der Wimperinfusorien ebenso eine physiologische Notwendigkeit ist, wie der somatische Tod der Vielzelligen, und ob analoge Erscheinungen bei allen Protozoen vorkommen.

Zur Lösung dieser Frage sind an Rhizopoden und Wimperinfusorien Experimente angestellt worden, welche entscheiden sollten, ob es möglich ist, Tiere in unbegrenzter Vermehrung zu erhalten, ohne daß Schädigungen der Organisation auftreten, welche schließlich zum Tod führen. Zu dem Zweck wurden die Tiere mit überreichem Futter versehen und Zählkulturen angelegt, um die Vermehrungsrate festzustellen. Da die Vermehrung der Protozoen in höheren Temperaturen eine viel lebhaftere ist als bei niederen, ist es notwendig, wenn man ganz exakte Resultate erzielen will, die Kulturen bei konstanter Temperatur zu führen. Ferner muß man sehr häufig das Wasser wechseln, um die Möglichkeit auszuschließen, daß sich Schädlichkeiten in die Kultur einschleichen. Die Erneuerung des Wassers ergibt sich bei Zählkulturen übrigens von selbst. Denn bei der ungemeinen Fortpflanzungsfähigkeit der Infusorien muß man jeden zweiten oder dritten Tag die Kultur völlig neu installieren, um die Zahl der erzüchteten Infusorien zu bestimmen und nur einige wenige (1—3 Stück) zur weiteren Kultur herauszufangen.

Züchtungsversuche an Protozoen.

Bei diesen Untersuchungen hat es sich herausgestellt, daß die Intensität der Assimilation und der Vermehrung periodischen Schwankungen unterliegt, daß Zeiten, in welchen Nahrungsaufnahme und Vermehrung sehr energisch sind, mit Zeiten wechseln, in welchen beide Funktionen in Stillstand geraten. Man spricht dann von Depressionszuständen der Protozoen. Viele Untersuchungsreihen führten weiter zu dem Resultat, daß im Laufe einer über viele Monate

Depressionszustände der Protozoen.

sich erstreckenden Kultur die Depressionszustände einen immer schwereren Charakter annahmen und daß die Kulturen schließlich nach einer mehrmonatlichen Dauer durch Absterben der letzten Individuen zu Ende gingen.

Die nächstliegende Erklärung für den geschilderten Kulturverlauf wäre, daß die einzelligen Organismen durch fortgesetzte Tätigkeit eine Schädigung erfahren, welche man dem Altern eines vielzelligen Organismus vergleichen kann. Kleinere Schädigungen werden durch vorübergehende Ruheperioden und in denselben ablaufende Reorganisationen ausgeglichen; allmählich aber werden die Schädigungen intensiver und führen dann zum physiologischen Tod. Würden die Verhältnisse in der Natur sich genau so abspielen, wie ich es eben dargestellt habe, so müßten die Protozoen mit der Zeit aussterben. Dies ist nun tatsächlich nicht der Fall; es wird dadurch verhindert, daß gleichmäßig günstige Entwicklungsbedingungen, wie sie der Experimentator einführt, in der Natur niemals gegeben sind. Rasche Vermehrung einer Protozoenart wird Ursache, daß die ihr dienende Nahrung aufgebraucht wird. So wird das oben besprochene Zusammenwirken innerer und äußerer Faktoren bedingt, welches zu Konjugation und Enzystierung führt. Damit werden tiefgreifende Reorganisationen des Baues ermöglicht, welche nicht, wie die Reorganisationen während der Depressionszustände, vorübergehend, sondern auf längere Zeit den Organismus aufs neue widerstandsfähig machen.

Schädigende Wirkung der Exkrete.

Die durch langdauernde Protozoenkulturen gewonnenen Erfahrungen haben aber noch eine andere Erklärung erfahren, daß nämlich durch die eingeführten künstlichen Ernährungsbedingungen Schädigungen verursacht würden, wie sie der Natur fremd seien. Durch dieselben soll im Organismus allmählich eine Anhäufung schädlicher Stoffwechselprodukte stattfinden, welche die Entwicklungsstörungen verursachen. In der Tat ist es auch einem amerikanischen Forscher geglückt, einen und denselben Stamm von Paramaecien mehrere Jahre lang zu kultivieren, ohne daß die Kultur ausgestorben wäre, so daß der Experimentator zum Schluß die 2000. Generation zählen konnte. Er hat dies günstige Resultat dadurch erreicht, daß er immer nur wenige Tiere in einem relativ ansehnlichen Quantum Wasser kultivierte und öfters die Art der Ernährung wechselte.

Indessen sind auch diese Versuche nicht nach allen Richtungen beweiskräftig, da sie unentschieden lassen, ob die schließlich gewonnenen Tiere auch in jeder Hinsicht normal waren. Die Fähigkeit der Assimilation und Vermehrung allein ist noch kein sicherer Maßstab hierfür. Es hat sich herausgestellt, daß Protozoenkulturen in dieser Hinsicht sich vollkommen normal verhielten und sich noch monatelang kultivieren ließen, daß sie aber unfähig waren, zu konjugieren und sich zu enzystieren, daß sie auch Schädlichkeiten gegenüber, z. B. gegenüber den therapeutischen Mitteln, mit denen der Mediziner krankheitserregende Protozoen bekämpft, nicht mehr die Widerstandskraft jugendlicher Kulturen besaßen.

Protozoen und Krankheitslehre.

Wir stehen mit Experimenten, wie ich sie hier geschildert habe, erst am Anfang einer neuen Periode wissenschaftlicher Untersuchungen, so daß wir noch keine alle Fragen aufklärenden Resultate erwarten können. Aber wir können

mit Sicherheit darauf rechnen, daß die physiologisch-experimentelle Forschungsrichtung, wenn sie sich mit der bisher so fruchtbaren morphologischen Betrachtungsweise verbindet, für die Zukunft reiche Ausbeute bringen wird, Ausbeute theoretischer und praktischer Natur. In theoretischer Hinsicht wichtig werden die Protozoenuntersuchungen werden, indem sie uns einen vertieften Einblick in die Physiologie des Zellenlebens verschaffen. Immer wieder begegnen wir Bestrebungen, welche den Wert der Zellforschung für die Erklärung der Lebensvorgänge herabzusetzen suchen. Ich erblicke hierin eine vollkommene Verkennung der Aufgaben der modernen biologischen Forschung. Noch zu keiner Zeit hat die Zelle eine derartige zentrale Stellung in allen Organisationsfragen eingenommen wie jetzt, freilich nicht mehr wie früher als formales Element, als morphologische Einheit, sondern als der Träger von Lebensfunktionen, von dessen Leistungsfähigkeit zum guten Teil die Leistungsfähigkeit des Ganzen, das, was man die Konstitution eines Organismus nennt, abhängt. Um die Bedingungen der Leistungsfähigkeit der Zelle zu erforschen, gibt es keine geeigneteren Objekte als die Protozoen, weil alle Einflüsse, welche der Experimentator benutzt, hier unmittelbar den Zellkörper treffen, während bei einem vielzelligen Organismus vielerlei Nebenwirkungen in Betracht kommen, wie sie z. B. durch Blutverteilung, Nervenreiz usw. gegeben sind.

Was weiter die praktische Bedeutung der Protozoenkunde anlangt, so ist dieselbe vornehmlich durch die in den letzten zwei Jahrzehnten gewonnene Erkenntnis bedingt, daß eine unverhältnismäßig große Zahl von Krankheitserregern bei Menschen und Tieren der Klasse der Protozoen angehört. Um nur einige zu nennen, so verweise ich auf die Erreger der Malaria, der Schlafkrankheit, der vielen verheerenden Tierseuchen der Tropen und wärmeren Klimate, der Nagana- und Surrakrankheit der Huftiere, der Beschälkrankheit der Pferde, der viele Millionen verschlingenden Pebrineerkrankung des Seidenspinners, der Myxosporidienkrankheiten der Fische usw. Wie die genaue Erforschung des Entwicklungsganges der Parasiten hier die Mittel zu einer systematischen Bekämpfung der Krankheit an die Hand gegeben hat, zeigt am schönsten die Malariaforschung. Zugleich läßt dieselbe erkennen, wie bei einer intensiven Durchforschung eines eng begrenzten Gebietes Theorie und Praxis einander die Hände reichen, indem die Beantwortung vieler aus der Praxis sich ergebender Fragestellungen unsere theoretische Erkenntnis außerordentlich gefördert hat und umgekehrt die wachsende theoretische Erkenntnis praktische Maßnahmen ermöglichte.

Literatur.

(Größere und zusammenfassende Werke.)

EHRENBERG, G.: Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig 1838. — DUJARDIN, T.: Histoire naturelle des Zoophytes Infusoires. Paris 1841. — STEIN, FR.: Der Organismus der Infusionstiere. Leipzig, Bd 1 1859. Bd. 2 1867. Bd. 3 1878—83. — HAECKEL, E.: Die Radiolarien. Eine Monographie. Leipzig 1862. — SCHULTZE, M.: Über den Organismus des Polythalamien. Leipzig 1854. — BÜTSCHLI, O.: Die Protozoen. In BRONN'S Klassen und Ordnungen des Tierreichs. II. Aufl. Leipzig 1880—89. — BLOCHMANN, F.: Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. II. Aufl. Hamburg 1895. — CALKINS, G.: Protozoology. New York 1909. — DOFLEIN, F.: Lehrbuch der Protozoenkunde. III. Aufl. Jena 1911. — JENNINGS, H. S.: Das Verhalten der niederen Organismen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. Deutsch von E. MANGOLD. Leipzig 1910. — PROVAZEK, S. v. u. A.: Handbuch der pathogenen Protozoen. Leipzig 1912. — MINCHIN, E. A.: An introduction to the study of the Protozoa. London 1912.

ZELLEN UND GEWEBE DES TIERKÖRPERS.

Von
Heinrich Poll.

Die lebendigen Körper aller Tiere mit allen den unendlich mannigfachen Einrichtungen, deren sie für ihre Lebenstätigkeit bedürfen, entstehen, wenn man ihren Werdegang schrittweise rückwärts verfolgt, aus sehr viel kleineren und bei weitem einfacheren Gebilden. Diese in der Regel nur mit Hilfe des Mikroskops sichtbaren Bauteilchen sind einander, mögen sie auch aus noch so verschiedenen Teilen des Körpers, von noch so verschiedenen Tieren oder sogar von Pflanzen stammen, mögen sie im Leben welchen Verrichtungen auch immer obliegen, in bemerkenswertem Grade ähnlich. Man nennt diese Grundbestandteile aller lebenden Wesen die Zellen. Solche Zellen kommen in der Natur in großer Zahl auch als freie, selbständige Lebenseinheiten vor; das gesamte Reich der Einzeller, der Protisten, umfaßt ausschließlich derartige Lebensformen, sei es pflanzlicher, sei es tierischer Art. Zellen.

Da nun einerseits alle Bestandteile der Lebewesen, die an sich keine Zellen sind, aus Zellen sich bilden, da es andererseits noch nicht gelungen ist, selbständig lebensfähige Gebilde zu entdecken, die keine Zellen sind oder sich nicht auf solche zurückführen lassen, so bezeichnet man die Zelle als den Grundbestandteil alles Lebendigen, als das stets wiederkehrende Element der organischen Welt oder als den Elementarorganismus. Auch er entsteht seinerseits wieder aus noch kleineren, aus noch einfacheren Einheiten, über deren Wesen man sich indessen bisher noch nicht klar und einig ist.

Die Kenntnis vom Bau, von den Verrichtungen der Zellen, von ihren Schicksalen, Umwandlungen und Produkten vermittelt die allgemeine Zellenlehre oder Cytologie. Die Besonderheiten der tierischen Elementarteile werden in der tierischen Cytologie erörtert. Cytologie.

Die Elemente vergesellschaften sich im Körper der höheren Lebewesen, im Gegensatze zu den Protisten, in großer Zahl zu einheitlichen Verbänden mit gesetzmäßig geordnetem Aufbau und gemeinsamer, ähnlicher Verrichtung: derartige Zellengemeinschaften, die sich von ihresgleichen durch eigenartige Ausgestaltung von Struktur und von Funktion unterscheiden, heißen Gewebe. Ihre Gestaltung und Leistung schildert die Gewebelehre oder die Histiologie (ἱστιον Gewebe). Im einfachsten denkbaren Falle treten zwei oder mehrere Gewebe dieser Art zusammen, um einen Tierkörper aufzubauen. Zumeist aber ordnen sie sich zu bestimmt gestalteten Gewebekomplexen mit eigenartigen Verrichtungen, zu den Organen: und diese bilden ihrerseits die mannigfachen Histiologie.

Organologie. Werkzeuge und Apparate des Tierorganismus. Die Organologie lehrt deren Struktur und Verrichtungen kennen, mit ihren Unterabteilungen der groben und feinen Anatomie, der chemischen und physikalischen Physiologie.

I. Cytologie.

Größe der Zellen. Die Größe tierischer Bauteilchen schwankt in weiten Grenzen. Sie entziehen sich im allgemeinen der Wahrnehmung des unbewaffneten Auges, sind hingegen bei einer ungefähr durchschnittlichen Größe von $^1/_{50}$ mm mit mittelstarken Linsen von etwa 200—300facher Vergrößerung im Mikroskop allesamt gut sichtbar.

Die kleinsten, bekannten tierischen Elementarteile messen etwa $^1/_{1000}$ bis $^1/_{3000}$ mm. Es sind dies die Blutplättchen (Fig. 36, *t*), die auch beim Menschen in der Körperflüssigkeit eine wichtige Rolle spielen. Die größten Zellen erreichen demgegenüber ganz ungeheuerliche Abmessungen: bis zu 12—15 cm. Das ist der Durchmesser des Straußeneies; und die erst seit wenigen Jahrhunderten ausgestorbenen Riesenvögel auf Madagaskar legten Eier von 8 Litern Inhalt. Ein solches Ei ist allerdings eine einzige Zelle: sie verdankt ihre gewaltige Größe aber zum einen Teile Hüllengebilden, wie Eiweiß und Schale, die mit der Zelle als solcher nichts zu tun haben, zum andern Teile den Nährstoffen, die die eigentliche Zelle, das Gelbe im Ei oder der Eidotter, in sich aufgespeichert hat, um dem jungen Keimling bei seiner Entwicklung die nötigen Baustoffe liefern zu können. Die Länge von mehreren Metern erreichen die Nervenzellen, wenn sie mit ihren Ausläufern vom Rückenmark bis zu den äußersten Enden der Glieder den Tierleib, etwa einer Giraffe, durchziehen.

Körpergröße und Zellengröße stehen zueinander in gar keinerlei grundsätzlichen Beziehungen. Die Körpermasse der größten Tier- oder Baumriesen setzt sich aus einer entsprechend größeren Zahl von Elementarteilen zusammen, als der Leib z. B. eines der winzigen, mikroskopisch kleinen Rädertierchen, die zum Geschlechte der Würmer gerechnet werden; und doch werden diese in ihrer Gesamtgröße nicht unerheblich von der Abmessung großer einzelliger Tiere übertroffen. Hingegen ist, ungeachtet der überaus wechselnden Masse der Zellen in den verschiedenen Organen eines und desselben Tieres, für jede einzelne Zellensorte jeder einzigen Tierart eine bestimmte Größe und Anzahl in überaus engen Grenzen festgelegt. Den Blutzellen, den Samenzellen, den Eizellen einer und derselben Tierspecies kommt, so viele Einzeltiere man auch durchmessen mag, unter ganz geringen Schwankungen stets eine gewisse, gleiche, für diese Tierart typische Zellengröße zu. Und dort, wo man sich der mühseligen Arbeit
Zahl der Zellen. der Auszählung der Zellen eines bestimmten Organes unterzogen hat, ist man ebenfalls auf eine überraschende Beständigkeit dieser Zahlen gestoßen, z. B. bei den Elementen der Kristallinse des Auges, der Nervenknoten beim Blutegel, der Rückensaite bei den Larven der Seescheiden, einer Gruppe der Manteltiere oder Tunikaten. Das hängt letzten Endes mit der Tatsache zusammen, daß das Verhältnis von Masse zur Oberfläche der Zelle niemals eine bestimmte Grenze überschreitet.

Ganz ähnliche Verhältnisse und Beziehungen gelten auch für die Formen der Zellen. Auch sie sind untereinander in denkbar höchstem Grade verschieden (Fig. 1). Formen der Zellen.

Ein und dasselbe Element kann seine Gestalt häufig in wenigen Minuten auf das erstaunlichste verändern: das sind Zellen ohne feste Eigengestalt (Fig. 7 und 13). Die Zellen mit bestimmter, ein für allemal festgelegter Eigenform aber weisen im Tierkörper alle nur erdenkbaren Figuren auf: dabei sind das Alter des Elements, seine Lage zwischen den Nachbarteilen und schließlich in hohem Grade seine besondere Lebensleistung von gewichtigem Einfluß. Kugel-,

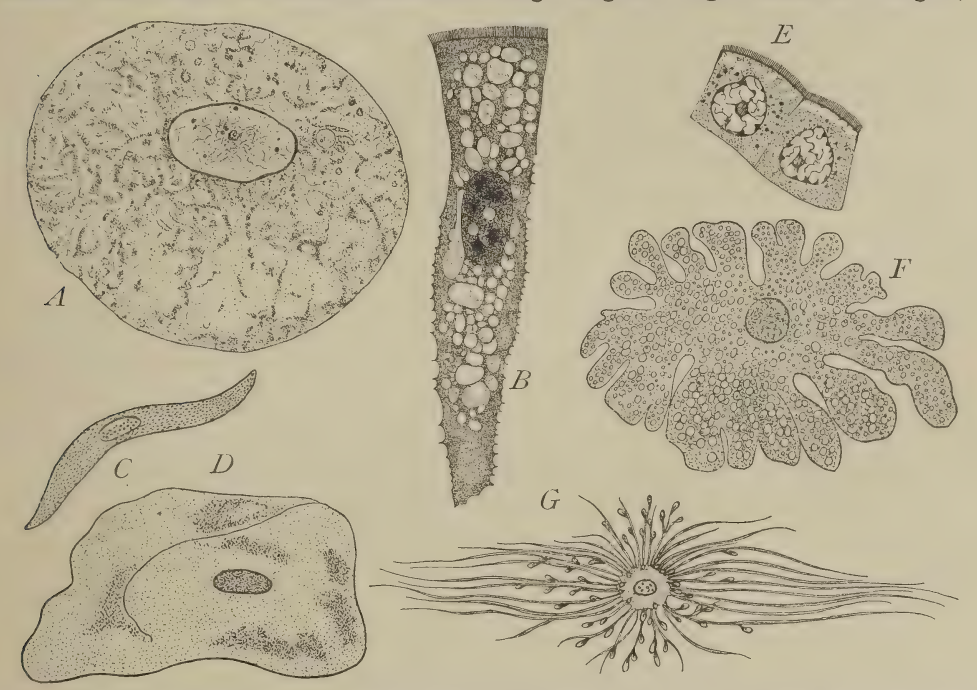


Fig. 1. Verschiedene Zellenformen. *A.* Kuglige Zelle: Ei vom Menschen (nach VAN DER STRICHT aus HEIDENHAIN). *B.* Walzenförmige Zelle (Zylinderzelle): aus der Darmschleimhaut eines Salamanders (nach HEIDENHAIN). *C.* Spindelförmige Zelle: Bindezelle aus der Regenbogenhaut (nach R. KRAUSE). *D.* Platte Zelle: aus der Schleimhaut der Mundhöhle des Menschen (nach STÖHR). *E.* Würfelförmige Zelle: aus der Niere vom Frosch (nach R. KRAUSE). *F.* Unregelmäßig gestaltete Zelle: Ei des Süßwasserpolypen (nach KORSCHELT und HEIDER). *G.* Unregelmäßig gestaltete Zelle: Freßzelle aus der Bauchhöhle eines Fadenwurmes (nach NASSONOW aus GURWITSCH).

Napf- und Eiformen, Walzen und Kegel, Prismen, Würfel und Polyeder, dünnere und dickere Scheiben von verschieden gestaltigem Umrisse, Fäden von sehr abweichender Länge und Dicke sind die noch einigermaßen regelmäßigen unter den häufig vorkommenden Zellengestalten (Fig. 1). Neben ihnen findet sich aber eine Unzahl aller möglichen höchst unregelmäßigen Formen: baumförmig verzweigte Elemente, flaschen- und retortenförmige Gebilde, Körper von verschiedener Form mit langen fadenartigen Fortsätzen und Anhängen, mit Stacheln und Flügelplatten.

Wieder aber ist für dieselbe Sorte von Elementarteilchen bei derselben Tierart eine ganz bestimmte, nur wenig abweichende Zellenform typisch. Den Geübten fällt es nicht schwer, zumal bei der Auswahl einigermaßen charakteri-

stischer Zellensorten, z. B. der Keimzellen, auf den ersten Blick für ein Zellenelement anzugeben, welchem Tiere es entstammt. Bei anderen, weniger charakteristischen Zellengestalten sind allerdings genauere Beobachtungen, auch anderer Eigentümlichkeiten, Messungen usw. notwendig, und unter Umständen, besonders bei noch unzulänglichen Kenntnissen, ist die Erkennung der Herkunft schwierig, wenn nicht gar unmöglich. Es entziehen sich die artcharakteristischen Eigenschaften der Elemente der Wahrnehmung: sie sind aber trotzdem durch andersartige Untersuchungsmethoden stets nachweisbar.

Artzellen.

Optische Eigenschaften der Zellen.

Die meisten tierischen Elementarteile sind nahezu farblos, hell und durchscheinend. Einige verdanken farbigen Inhaltskörpern oder -säften bestimmte Eigenfarben, oder der Beschaffenheit ihrer Oberfläche Glanz und Strukturfarbe. Zu diesen zählen die Schuppen vieler Schmetterlinge, zu jenen gehören z. B. die wichtigen Blutzellen der Wirbeltiere, die einen gelbgrünen Farbstoff gelöst enthalten, die Fettzellen mancher Lurche und Kriechtiere, die farbige gelbe oder rote Ölkugeln einschließen; vor allem aber die große Schar der Farbstoff- oder Pigmentzellen, die braune, schwarze, blaue und rote, grüne, gelbe Farbkörnchen in sich bergen.

Die Zellengebilde brechen das Licht im allgemeinen etwas stärker als das Wasser, daher die Beobachtung in wässrigen Flüssigkeiten viele, auch feinere Einzelheiten in den Zellen erkennen läßt. In dicken Schichten erscheint die Substanz der Zellen hellgrau, undurchsichtig.

Mechanische Eigenschaften der Zellen.

Die Festigkeit der tierischen Elementarteile ist im allgemeinen gering: man kann ihre Konsistenz als zäh flüssig beschreiben. Die Zellen sind mithin weiche, zarte und verletzliche Gebilde. Sie schützen sich indes, wenn sie starken mechanischen Beanspruchungen ausgesetzt sind, durch Verwandlung in recht widerstandsfähige Materien. So ist das feste Horn z. B. der Krallen, Nägel und Hufe, der steinharte Schmelz der Zähne veränderte Zellensubstanz. Im allgemeinen werden indes im Tierkörper für derartige mechanische Einrichtungen nicht die Zellen selbst, auch nicht wie im Pflanzenkörper, z.B. im Holz, Zellenleichen, benutzt, sondern die verschiedenartigen Bauprodukte des Zellorganismus.

Mit der Zartheit der tierischen Elementarteile hängt es zusammen, daß sie, mit verschwindend wenigen Ausnahmen, auf ein Leben in Flüssigkeit angewiesen sind. Allerdings vertragen vereinzelte Tiere ein Eintrocknen und Aufweichen überaus gut, z. B. die Bärttierchen, mikroskopisch kleine Rädertierchen, die man völlig zusammengeschrumpft lange Zeit aufbewahren und durch einen Tropfen Wasser wieder zum Leben erwecken kann. Indes ist dies eine seltene Anpassung an absonderliche Lebenslagen. Nichts schädigt die tierische Zelle im großen ganzen schwerer als Flüssigkeitsverlust. Auch gegen Veränderungen in der Zusammensetzung des flüssigen Mittels, das sie umspült und durchtränkt, ist die tierische Zelle recht empfindlich.

Tierische Zellen entbehren im allgemeinen einer besonderen Hülle. Sie sind nackt. Trotzdem aber mischt sich die Substanz der Zelle nicht mit dem Wasser oder der umströmenden Körperflüssigkeit: sie grenzt sich von ihr durch Abscheidung eines feinsten Oberflächenhäutchens ab. Nicht immer sind diese

Grenzhäutchen der Elementarteile so fein und etwa mit dem Oberflächenhäutchen der physikalischen Körper vergleichbar. Oft verdichtet sich die Außenzone der Zelle zu einem mehr oder minder festen Gefüge (Ektoplasma, Crusta) und setzt sich unter Umständen auch ganz scharf vom Zellenleibe ab, so daß sie eine vom Zellenkörper trennbare Hülle (Pellicula) bildet. Solche echte Zellenmembranen sind bei tierischen Elementen überaus selten, weit verbreitet indessen, aber auch nicht überall vorhanden als Zellulosemembranen im Pflanzenreiche. Auch diese Zellenhüllen sind aber durchaus durchdringlich für Flüssigkeit und gelöste Stoffe vielerlei Art, so daß der Zelle ein steter *osmotischer Stoffaustausch* mit der Umwelt ermöglicht ist. Ändert man die Salzmenge der Flüssigkeit, in denen die Zellen des Körpers zu leben gewohnt sind, nach Zusammensetzung und Stärke ihrer Bestandteile ab, so dringen Wasser und gelöste Substanz aus der Zelle heraus oder in ihr Inneres hinein, und bei gar nicht einmal so hochgradigen Eingriffen wird die Zelle unter der Erscheinung der Quellung oder Schrumpfung vernichtet. So ist das destillierte Wasser eines der unbedingt tödlichen Zellengifte, das wir kennen, weil es osmotisch aus dem Zellenleibe die lebensnotwendigen Stoffe herauszieht.

Osmotischer Stoffaustausch.

Spezifisches Gewicht der Zellen.

Die Zellensubstanz ist ein wenig schwerer als Wasser; ihr kommt, nach einer Bestimmung allerdings an einzelligen Wesen, etwa ein spezifisches Gewicht von 1,25 zu. Daher sinken die Zellen im Wasser zu Boden, wenn sie nicht durch besonderen Gehalt an Öl oder Gas oder anderen spezifisch leichteren Körpern schwebend erhalten werden.

Struktur der Zellen.

Die physikalischen Eigenschaften werden, wie die chemischen, dadurch so überaus undurchsichtig, daß die Zelle als solche bereits ein überaus verwickelter Organismus von besonderer *Struktur* ist. Um die Chemie der Zelle zu studieren, muß man sie geradezu vernichten: die lebende Zelle bleibt der chemischen Analyse verschlossen, nur die „Zellenleichen“ lassen sich ihr unterwerfen.

Chemische Eigenschaften der Zellen.

Die wichtigsten chemischen Bestandteile der Zelle sind die Eiweiskörper: bis jetzt hat man noch keine Zelle, überhaupt kein Lebewesen gefunden, dem diese höchst komplizierten Verbindungen gefehlt hätten. An die Existenz der Eiweißkörper erscheint geradezu die Lebensfähigkeit der Zellelemente gebunden, die die heute lebenden Wesen — Tiere und Pflanzen — aufbauen.

Eiweißverbindungen.

In den einzelnen Zellensorten begegnet man einer geradezu erstaunlichen Vielfältigkeit dieser Eiweißverbindungen: diese Mannigfaltigkeit der Zusammensetzung hängt mit dem überaus verwickelten chemischen Aufbau dieser Stoffe zusammen, in deren Wesen die Chemie erst *eben* hinein zu leuchten beginnt, wenngleich sie nur in unendlich wechselnder Bindung Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel enthalten. An dem Aufbau der Zelle beteiligen sich außer den Eiweißstoffen, aber als nicht unumgänglich notwendige Bestandteile, die Fette und die Kohlehydrate, die als Produkte der Lebenstätigkeit der Zelle auftreten. Fernerhin gehören zum Bestande des tierischen Zellenleibes anorganische Salze, unter denen die der Leichtmetalle, und zumal die Chloride, vor allem das Kochsalz oder Chlornatrium, eine besondere Rolle spielen, ferner Eisen- und Phosphorverbindungen. Seltener kommen in

Fette und Kohlehydrate.

Salze.

den Zellen noch Silizium, Fluor und einige andere Elemente vor. Keines von diesen ist mithin für die Chemie der Zelle charakteristisch; über ein besonderes Element des Lebens verfügt die Zelle nicht.

Die chemische Natur der Zelle, zumal ihrer Eiweißkörper, ist — ungeachtet der unübersehbar großen Mannigfaltigkeit der Eiweißstoffe und ihrer Verbindungen in den einzelnen Elementen des gleichen Tierleibes — doch wieder für jede bestimmte Tierart typisch und charakteristisch: ebenso wie dies für Zellenform, Zellengröße und Zellenzahl eines Organes gilt. In der chemischen Verrichtung der Zelle liegt auch der einzige heute bekannte einigermaßen durchgreifende Unterschied zwischen den Elementen des Tier- und Pflanzenkörpers. Die pflanzlichen Elementarteile sind im Gegensatze zu dem tierischen befähigt, mit Hilfe des Blattgrüns oder des Chlorophylls aus einfachen chemischen Verbindungen, wie Kohlensäure, Wasser und Salzen, jene hochkomplizierten Baustoffe der organischen Welt, die Eiweißkörper, zu erzeugen. Ganz scharf und undurchbrochen ist indes auch diese Gegensätzlichkeit nicht. Denn eine große Reihe pflanzlicher Organismen, z. B. die Pilze, ermangeln jenes Pflanzenfarbstoffes und mithin der Möglichkeit, anorganische Nährstoffe in organische Verbindungen überzuführen.

Zellenwechsel im Organismus.

Bei der chemischen und physikalischen Betätigung der Elementarteilchen findet eine gewisse Abnutzung, ein Verbrauch an Zellensubstanz statt. Die Einzelzelle, die ihre Verrichtungen nicht mehr zu erfüllen vermag, wird ausgeschaltet und stirbt. Sie ist also als solche im allgemeinen kein Dauerbestandteil des tierischen Organismus. Man hat sich vielmehr den Bestand des Tierleibes in anderer Weise als Dauerwesen vorzustellen: wie etwa ein Volk oder eine Schule oder ein Truppenteil dauernd existiert, trotzdem Einzelpersonen fortwährend oder sogar zu gleicher Zeit in großer Anzahl ausscheiden, indem sie ständig durch Nachwuchs gleichartiger, gleichgestalteter, gleichtätiger Einzelwesen ersetzt werden. Dabei ist die Lebensdauer der einzelnen Zellen eines Organismus äußerst verschieden: kurzlebige und langlebige Elemente, unter Umständen auch solche, die, wie die Nervenzellen, wahrscheinlich das ganze Leben hindurch bestehen bleiben, sind in dem Ganzen des Organismus vereint. Stocken die Ersatzvorgänge oder trifft die Vernichtung zu viele, oder schädigt sie zu heftig und nicht so schnell oder gar nicht ersetzbare Elementarbestandteile: so ist die Vernichtung des Körpers, der Tod, die unausbleibliche Folge.

Die physikalischen und chemischen Erscheinungen der lebendigen Substanz erhalten gegenüber den gleichartigen Prozessen in der unbelebten Natur dadurch ihr besonderes Gepräge, daß diese Ereignisse sich an Objekten von äußerst verwickelter Struktur vollziehen.

Diesen inneren Aufbau der Organismen kennen wir heute erst in seinen gröbsten und äußerlichsten Einzelheiten. Die feinere Struktur der lebendigen Masse ist auch unseren verschärften Sinnen, unseren verfeinerten Untersuchungsmethoden noch unzugänglich. Immerhin haben sich die Kenntnisse auf diesem Gebiete, zumal infolge der Anwendung besserer mikroskopischer Beobachtungsarten, in der kurzen Zeitspanne seit der Entdeckung der elemen-

taren Entstehung und Architektur aller Lebewesen unendlich erweitert und vertieft.

Es ist zunächst gelungen, in die allgemeinen Grundsätze einen Einblick zu gewinnen, nach denen sich die Zelle — mag sie aussehen, mag sie arbeiten, wie immer es sei — aufbaut und betätigt.

Alle Tierzellen besitzen gleichermaßen drei Hauptbestandteile: den Zellenleib, den Zellenkern und das Zellenzentrum. Außer ihnen beteiligen sich am Aufbau der Elementarteilchen eine große Anzahl sehr verschiedenartiger Nebenbestandteile. Bestandteile der Zellen.

Körper, Kern und Zentrum heißen Grundbestandteile des Elementarorganismus, weil sie ohne Ausnahme jeder tierischen Zelle zukommen, weil ohne ihre Tätigkeit und Mitwirkung in der Regel tierisches Leben unmöglich ist.

Der Zellenkörper.

Der Körper der Zellenelemente besteht seiner Grundmasse nach aus dem Protoplasma. Diesen Namen hat zuerst der Botaniker v. Mohl auf den Zelleninhalt angewandt; heute wird er oft auch für die Grundmassen anderer organischer Bauteile angewandt, so daß man, um Irrtümern vorzubeugen, am besten die protoplasmatische Grundlage des Zellenleibes als Cytoplasma bezeichnet. Diese Zellengrundsubstanz ist selbst weder eine chemisch, noch physikalisch, noch strukturell einheitliche Masse; sie ist chemisch, physikalisch und ihrem Aufbau nach eine höchst komplizierte Substanz. So entspricht sie in keiner Weise etwa einem einfachen chemischen Körper, etwa einem der vielen Eiweißstoffe, sondern sie vereint in sich viele verschiedene chemische Verbindungen teils in flüssiger, teils in kolloidaler, teils auch in fester Form. Protoplasma — sagt O. Hertwig — ist ein biologischer Begriff, kein chemischer, kein morphologischer Körper. Protoplasma.

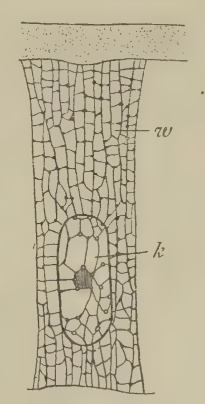


Fig. 2. Gefüge des Protoplasmas. Wabenstruktur einer Oberhautzelle eines Regenwurmes. k = Kern, w = Plasmawaben, getrennt durch Plasmascheidewände. (Nach BÜTSCHLI aus VERWORN.)

Bei der Anwendung starker Vergrößerungen läßt sich im Protoplasma ein bestimmtes Gefüge erkennen. Strittig ist noch jetzt die Frage, welcher Art diese Struktur sei. Im allgemeinen schließt man sich heute der Vorstellung an, daß es sich um ein äußerst feines Schaum- oder Wabenwerk (Fig. 2) handle, dessen Lamellen sehr kleine Hohlräumchen umschließen (Bütschli). An den Stellen, an denen mehrere dieser Plasmalamellen zusammenstoßen, betten sich allerfeinste Körnchen, die Mikrosomen, ein. Nähere Kenntnisse des „kolloidalen" Lösungszustandes, wie sie die physikalische Chemie in der jüngsten Zeit ermittelt hat, liefern in der Tat Hinweise, daß Eiweißstoffe Bilder von Wabenstruktur wohl zu erzeugen vermögen: mit Hohlräumchen, die eine Lösung des Eiweißes in Flüssigkeit erfüllt (Sol-Zustand), umschlossen von Wabenlamellen aus festerer Substanz, vergleichbar etwa der Konsistenz gequollener Gelatine, die eine Lösung von Flüssigkeit im Eiweißstoff darstellen (Gel-Zustand). Häufig Wabenbau des Protoplasmas.

gelingt es auch der stärksten, für uns heute verfügbaren Vergrößerung nicht, im Protoplasma Strukturbilder irgendwelcher Art zu entdecken: so sieht in der Randschicht vieler Zellen die Grundsubstanz homogen aus, und unter Umständen erscheinen auch umfänglichere Teile des Zellenleibes gänzlich glasig durchsichtig (Hyaloplasma), wie z. B. die Kriechfortsätze, die bewegliche Zellen aus ihrem Körper vorstrecken. Gleiche Lichtbrechung von Wabenwand und Wabeninhalt, außergewöhnliche Feinheit des Schaumwerkes werden zur Erklärung solcher Bilder herangezogen. Unwahrscheinlich ist es, daß ganz strukturlose Protoplasmagebilde am Aufbau der heute lebenden Tierzelle einen Teil haben.

Andere, heute nicht mehr allgemein verteidigte Auffassungen wollten in dem Gefüge des Plasmas ein fein verfilztes Netzwerk (Netztheorie), andere ein Gerüste von unverbundenen Fäden (Fadengerüsttheorie), noch andere endlich eine Anhäufung von Körnern in einer flüssigen Grundmasse (Körnertheorie) erkennen.

In der Tat gewahrt man bei der mikroskopischen Untersuchung im Protoplasma der weitaus größten Mehrzahl der Zellen fädige und körnige Gebilde (Fig. 8, 9) der verschiedensten Art. Man zählt sie indes heute nicht der Plasmagrundsubstanz zu, sondern betrachtet sie als Einschlüsse des Zellenkörpers, bei deren Besprechung sie ihre Deutung finden werden.

Zellenkern.

Der Zellenkern.

Man neigte in früherer Zeit sehr dazu, im Protoplasma des Zellenleibes den wesentlichsten Bestandteil des Elementarorganismus zu erblicken. Diese Vorstellung besteht zu Recht insofern, als eine große Menge von Lebensleistungen sich im Protoplasma vollzieht. In der jüngsten Zeit hat sich indessen das Interesse der Forschung in hervorragendem Grade dem zweiten Hauptbestandteile aller Zellen zugewandt, dem Kern oder Nucleus: und in der Tat spielt dieser auch bei den wichtigsten Geschehnissen des Zellenlebens eine sehr wesentliche Rolle.

Kern heißt diese besondere Zellensubstanz aus dem Grunde, weil sie als ein abgeschlossenes, besonderes Körperchen mit eigenartiger Beschaffenheit vom Zellenleibe rings umhüllt wird. Dabei liegt er zumeist in der Nähe des Zellenmittelpunktes, doch fast niemals genau im Zentrum, sondern meist etwas exzentrisch und kann durch mechanische Mittel aus seiner Lage als Ganzes fortgerückt, sogar aus der Zelle mit Nadeln isoliert werden.

Zahl der Zellenkerne.

Die große Mehrzahl aller Zellen besitzt nur einen einzigen Kern. Diese Einzahl ist indessen nicht für alle Elemente typisch. Viele Zellensorten besitzen zwei Nuclei, teils dauernd, teils nur zeitweise, andere gar viele, bis zu zehn und zwanzig Kernen, und zuweilen beobachtet man sie in noch größerer Anzahl. Beispiele vielkerniger Elemente sind die Riesenzellen (Fig. 6), deren Körper die durchschnittlichen Abmessungen der Zelle ebenfalls weit zu überschreiten pflegt. Kernlose Zellen sind nicht bekannt: wenn solche vorkommen, läßt sich erweisen, daß ehedem kernhaltige Elemente ihre Kerne verloren haben, wie die roten Blutkörperchen der Säugetiere, oder aber — was bei Einzellern vorkommt — die Kernsubstanz findet sich nicht in einem geschlossenen Bläschen

enthalten, sondern gleichmäßig im Zellenleibe feinkörnig verteilt. Zellen ohne Kernsubstanz aber sind in der heute lebenden Tierwelt niemals gefunden worden.

Größe der Zellenkerne.

Die Größe der Kerne steht zu der Größe des Zellenleibes nicht in einem bestimmten Verhältnis: es gibt sehr große Zellen mit kleinen, sehr kleine mit recht großen Kernen. Sehr große tierische Kerne finden sich in den Eizellen vieler Tiere: sie sind schon mit bloßem Auge als kleine Pünktchen sichtbar. Die kleinsten messen dagegen nur Bruchteile eines $^1/_{1000}$ mm.

Im großen ganzen dürfte die mittlere Größe der Kerne etwa 5—10 tausendstel Millimeter betragen. Für die gleiche Zellensorte erscheint ein bestimmtes Massenverhältnis von Zellensubstanz und Kernsubstanz typisch und konstant zu sein (Kernplasmarelation von R. Hertwig). Im allgemeinen macht die Kernmasse nur einen geringen Bruchteil, vielleicht ein Fünfzigstel des Zellenvolumens aus.

Formen der Zellenkerne.

Die Formen der Zellenkerne sind von der Gestalt der Zelle gänzlich unabhängig. Die häufigste Erscheinungsweise ist die einer Kugel, einer Linse oder eines Ellipsoides, doch treten in einzelnen Zellarten auch sehr abweichende Kerngestalten zutage, walzen-, wurst- und ringförmige Figuren, rosenkranzähnliche Gestalten, wie Hirschgeweihe verzweigte Anordnungen werden beobachtet. Außerdem sind, wie einzelne Zellen, so auch manche Kerne mit dem Vermögen der Formveränderlichkeit begabt. Im allgemeinen kann man Kerne mit geringer und mit beträchtlicher Oberflächenentwicklung unterscheiden: eine recht große Oberfläche des Kernes, wie sie bei vielen sehr unregelmäßigen Kerngestalten verwirklicht ist, scheint bei sehr stark tätigen Zellen, bei intensiver Leistung von Vorteil zu sein.

Bau der Zellenkerne.

Zellkerne sind Gebilde von höchst verwickelten innerem Aufbau. Zunächst sind sie von einer sehr geschmeidigen, nur selten unsichtbaren, mehr oder minder derben Hülle umschlossen, von der Kernmembran, die den Kerninhalt vor einer völligen Durchmischung mit dem Plasma des Zellenleibes bewahrt, andererseits aber für alle möglichen Stoffe durchgängig ist, so daß beide Zellenbestandteile in regem chemischen Verkehr miteinander stehen. Der Inhalt des Nucleus besteht aus einer Flüssigkeit, dem Kernsafte, dessen Menge so beträchtlich sein kann, daß der ganze Kern den Anschein eines Bläschens gewinnt. In anderen Fällen ist nur wenig Kernsaft vorhanden und die festeren Bestandteile überwiegen: dann sehen die Kerne dicht klumpig aus. Den Kernsaft durchspinnen feinste Fädchen, die sich auch innen der Kernmembran dicht anschmiegen und hier oft eine dichtere Häufung zeigen: dieses Kerngerüst ist nur äußerst schwer wahrnehmbar und von großer Zartheit. Am Kerngerüstwerk, vielleicht auch in seinen Fäserchen, kleben feine, stark lichtbrechende Körnchen und Kügelchen, die einen sehr wichtigen, vielleicht den wichtigsten Bestandteil des Nucleus ausmachen und fast ausnahmslos in reichlicher Menge, selten sehr spärlich (Nervenzellen) anzutreffen sind. Diese Körnchen haben die merkwürdige Eigenschaft, mancherlei Farbstoffe, wie sie auch in der technischen Färberei benutzt werden, stark anzuziehen und sich mit ihnen zu färben. Man nennt sie daher „Chromatinkörnchen“ (Chromiolen) und ihre Substanz das

Kernsaft. Kerngerüst. Chromatin.

„Chromatin". Diese Eigenschaft der Färbbarkeit hat sich die mikroskopische Untersuchungstechnik in großem Maßstabe zunutze gemacht; sie ist sogar zum Ausgangspunkt der gesamten Färbetechnik der Mikroskopie geworden. Außer den Chromatinkörnchen schwimmt im Kerninhalte noch ein typisches Körperchen herum, das auch in der Vielzahl — bis zu Tausenden — vorhanden sein, aber ebensogut einmal fehlen kann: das Kernkörperchen oder der Nucleolus. Die Substanz des Kernkörperchens ist im allgemeinen homogen, doch hat man auch in ihm zuweilen noch feinere Strukturen gesehen, die Nucleolini. Zuweilen findet man das Kernkörperchen zweifach, aus verschiedenen Substanzen zusammengesetzt (Fig. 3).

Kernkörperchen.

Chemie des Kernes.

Man hat, bisher ohne großen Erfolg, versucht, in die chemische Natur dieser Kernbestandteile mit Hilfe ihres Verhaltens gegen Wasser, Alkalien, Säuren, Verdauungslösungen und Farbstoffe genauer einzudringen. Alle diese Strukturen haben auch den chemischen nachgebildeten Namen erhalten (Linin für das Kerngerüst, Amphipyrenin für die Kernmembran, Plastin oder Paranuclein für das Kernkörperchen). Indessen besagen diese Bezeichnungen durchaus nicht, daß es sich hier um bestimmte chemische Substanzen handelt, ebensowenig wie der Name Chromatin, der nur das färberische Verhalten, insbesondere gegenüber dem unfärbbaren Kerngerüste oder „Achromatin" charakterisiert. Mit Sicherheit ist nur bekannt, daß im Kerne vorzugsweise Phosphor- und eisenhaltige Eiweißstoffe vertreten sind (Nucleoproteide), die eine chemisch darstellbare Säure, die Nucleinsäure, enthalten.

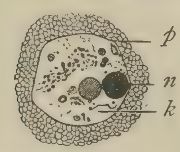


Fig. 3. Zelle mit zweifachem Kernkörperchen oder Nucleolus. Nur der den Kern unmittelbar umgebende Teil der Zelle ist gezeichnet. (Nach OBST aus HEIDENHAIN.)

Wie der Zellenleib, so kann auch der Kern noch Nebenbestandteile — allerdings in verschwindend geringer Menge und Anzahl — beherbergen: einzelne Kerne schließen Öltröpfchen, Kriställchen, Farbstoff- oder Pigmentkörnchen ein.

Zellenzentrum.

Das Zellenzentrum.

Das Zellenzentrum (Cytozentrum, Mikrozentrum, Zentriol) stellt den allerkleinsten und auch erst in jüngster Zeit entdeckten Zellenbestandteil dar. Den Namen Zellenzentrum verdient es einmal wegen seiner oft mathematisch genauen Lage im Mittelpunkte der Zelle, hauptsächlich aber, weil häufig im Zellenleibe strahlige Figuren auftreten, die speichenförmig auf das Zellenzentrum, auch bei exzentrischer Lage, zustreben. In deren Mitte liegt es, oft von einem hellen Hof umgeben, sehr häufig aber umhüllt von besonderen Schalen aus Protoplasma, das sich in seiner unmittelbaren Umgebung, zuweilen in mehreren konzentrischen Lagen, verdichtet. (Zentralkörperchen, Zentrosoma, Fig. 4.)

Größe und Zahl der Zellenzentren.

Das Zellenzentrum ist ein Kügelchen von etwa 2 Zehntausendstel Millimeter Größe, es steht etwa an der Grenze der Sichtbarkeit, läßt sich aber klar und deutlich in günstigen Fällen in der lebenden Zelle nachweisen und mit bestimmten Farbstoffen gut und kräftig färben. Sehr häufig ist es ein Doppelkügelchen (Diplosom Fig. 5), dessen beide Einheiten sich unter Umständen



Fig. 4. Zellenzentren (z) von Zentralkörperchen (zk) umgeben, aus einem Vorbereitungsstadium zur Zellteilung des Eies eines Wurmes (Rynchelmis). Auch sieht man die Dotterkügelchen (d), zu beiden Seiten des Kernes (k) die Zentren mit den Hüllgebilden. (Nach VEJDOVSKY u. MRAZEK aus GURWITSCH.)

auch durch einen Verbindungsstrang, die Zentralbrücke, verknüpft zeigen. Seltener tritt es in Drei- und Mehrzahl auf, aber große Elemente, wie die Riesenzellen, können sehr viele, bis zu 100, enthalten (Fig. 6). Bei solcher Menge reihen sie sich auch zuweilen zu ganzen Linienfiguren auf. Seltener sind die Zellencentra stabförmig, können indes auch in V- oder X-Gestalt auftreten.

Gestalt des Zellenzentrums.

Das Zentrum ist dem Zellenleib und Zellenkern als Grundbestandteil des Elementarorganismus nicht ganz gleichwertig. Zwar scheint es nur wenigen tierischen Elementen zu fehlen, während die höheren Pflanzenzellen seiner ganz entbehren; indessen verbringt es bedeutende Perioden auch des Tierzellenlebens ohne jede Beteiligung. Nur bei einem, allerdings einem der wichtigsten Geschehnisse des Lebenslaufes, bei der Fortpflanzung der Zelle, spielt es eine wichtige Rolle, die uns noch später näher beschäftigen soll. Es scheint — die neueren Forschungen auf dem Gebiete der Einzelligen-Lehre bestätigen diese schon früher ausgesprochene Vermutung — ein Kernbestandteil zu sein, der in den Zellenleib übergetreten ist, vielleicht aber auch im Plasma sich bilden und entstehen kann. Besondere Beziehungen gewinnt es oft zu den motorischen Einrichtungen der Elementarteilchen, den Flimmern, Geißeln, Wimperapparaten, die bei der Zellenbewegung zu betrachten sind. Zuweilen wird es daher auch als Bewegungszentrum oder Kinozentrum der Zelle beschrieben.

Nichtzellige Organisationsform der lebendigen Substanz.

Nichtzellige Organisationsform.

Die weitaus größte Mehrzahl aller tierischen Lebewesen bedient sich als architektonischer Einheit in der Tat derartiger Elementarteilchen, wie sie als „Zellen“ in ihren Grundbestandteilen geschildert wurden. Indessen ist die Zelle als solche, d. h. als abgegrenzte kleinste Einheit, durchaus keine unumgänglich notwendige Voraussetzung für den Aufbau eines lebenden Körpers. Schon das Vorkommen vielkerniger Zellen weist darauf hin, daß die Absonderung eines bestimmten, genau begrenzten Protoplasmaklümpchens um einen Kern herum zwar Regel, aber kein Gesetz, zwar das im allgemeinen verwandte Baumittel, aber nur eine von den Möglichkeiten aus-

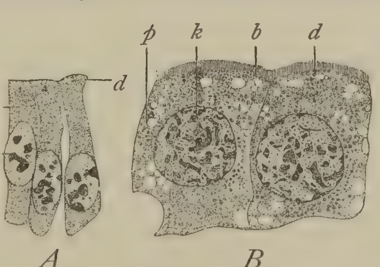


Fig. 5A u. 5B. Zellenzentren in Form von Doppelkörnchen (d = Diplosoma) unmittelbar unter der Oberfläche der Zellen gelegen. k = Kern, p = Protoplasma, b Bürstensaum der Zelle. (Nach HEIDENHAIN.)

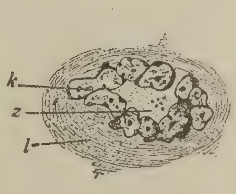


Fig. 6. Riesenzelle aus dem Knochenmark eines Kaninchens. k = Kerne, l = Zellenleib, z = der Haufen von Zellenzentren. (Nach R. KRAUSE.)

macht, um lebende Bauten zu errichten. Wenn auch die größte Mehrzahl der Gebäude einer Stadt aus einzelnen Ziegelsteinen aufgebaut worden sind, so können doch auch Behausungen genau die gleichen Dienste leisten, deren Mauern aus einheitlichen Betonmassen hergestellt sind. In der Tat existieren im Körper große und ausgedehnte Teile, die jede Abgrenzung von Plasmabezirken um Kerne herum vermissen lassen. Man bezeichnet sie als Synzytien, Symplasmen oder Plasmodien. So ist man nach neuen Untersuchungen zu der Auffassung gelangt, daß das ganze Herz der Säugetiere ein großes Synzytium darstelle. So kennen wir in dem Mutterkuchen der Säugetiere auf den einzelnen reichverzweigten zottenartigen Bestandteilen, die die Verbindung von Frucht und Mutter vermitteln, mächtige Protoplasmabeläge, zwischen deren zahllosen Kernen jede Andeutung einer zelligen Abgrenzung fehlt. Man ist daher mit Recht schon seit längerer Zeit von der Anschauung abgekommen, als ob in der Form der Zelle das entscheidende Kennzeichen für die Elementarstruktur der Tiere begründet sei. Sachs hat den Begriff der „Zelle" durch den Begriff einer Funktions- oder Leistungseinheit, die anatomische Vorstellung vom Elementarorganismus durch eine physiologische Anschauung ersetzt, und für diese kleinen physiologischen oder biologischen Einheiten den Namen der „Energiden" gewählt. Der weitere Fortschritt der Wissenschaft wird — schon sind die ersten Ansätze deutlich zu erkennen — genau wie mit dem Zellenbegriff, der am äußerlichen Merkmal der Abgrenzung eines Elementarteiles haftet, auch mit dem Begriff eines notwendig abgrenzbar vorhandenen Kernes aufräumen. Auch der Kern kann unbeschadet seiner besonderen Leistungen eine Begrenzung gegen die Umgebung, gegen den Zellenleib, wohl einbüßen, ohne doch als wesentlicher Zellenbestandteil zu verschwinden.

Synzytien.

Energide.

Der Aufbau der Lebewesen aus Energiden würde im äußersten Falle derart zu verstehen sein, daß kernsubstanz- und zentrosomhaltige Plasmamassen das wahre Bauelement, das eigentliche Leistungselement des Tierkörpers seien.

Lebenserscheinungen der Zellen.

Allgemeine Lebensverrichtungen der Elementarteile.

Mit Hilfe ihrer Grundbestandteile verrichten die Elementarteile ihre Lebensaufgabe, die im wesentlichen auf vier Haupt-Lebensäußerungen beruht:

1. auf der Fähigkeit, Stoffe aufzunehmen, umzuwandeln und auszuscheiden oder dem Stoffwechsel,
2. auf der Fähigkeit, Reize aufzunehmen, weiterzuleiten und auf andere Elemente zu übertragen oder der Reizbarkeit,
3. auf der Fähigkeit, sich zu bewegen, oder der Beweglichkeit,
4. auf der Fähigkeit, sich zu vermehren, oder der Fortpflanzung.

Obgleich nun der Elementarorganismus, sei er zellig oder nichtzellig gegliedert, bereits an und für sich zu diesen vier Grundleistungen befähigt erscheint, so treten doch bei ihrer Ausführung im allgemeinen in großer Zahl neuartige Erscheinungen zutage. Jede lebendige Zelle vermag Stoffe aufzunehmen und auszuscheiden; eine Zelle aber, z. B. eine Drüsenzelle, die sich als Hauptaufgabe mit der Bereitung und Ausscheidung von Stoffen beschäftigt,

gewinnt besondere Einrichtungen, die sie für ihre Aufgabe in bestimmter Weise besonders tüchtig machen, sie bildet z. B. besondere Abscheidungsröhrchen für ihre Produkte aus. Jede lebende Zelle vermag Reize aufzunehmen und in ihrem Plasma fortzuleiten; nur wenige sind aber, wie z. B. die Nervenzellen, durch Ausrüstung mit besonderen Apparaten, etwa den Nervenfibrillen tauglich geworden, diese Reizleitung als Eigenaufgabe zu versehen. Dieses Unterschiedenwerden der Elementarteile nach Leistung und Gestaltung bezeichnet man als „Differenzierung". Sie wird verglichen mit der Arbeitsteilung in menschlichen Gemeinschaften, bei denen jedes Mitglied neben seinen allgemeinen Fähigkeiten als Mensch, als Staatsbürger, noch besondere Aufgaben übernommen hat und für diese in höherem Grade ausgebildet ist. Während im jungen Keimling die Zellen zum größten Teile gleichartig aussehen, „differenzieren" sie sich mit dem Fortschritt der Entwicklung und dem Vorrücken des Alters zu besonderen Zellenarten.

Die Stoffwechseltätigkeit der Zelle.

Stoffwechsel.

Die lebenden Elemente sind im fortwährenden Wechsel ihrer Bestandteile begriffen. Sie nehmen während der ganzen Dauer ihres Lebens Stoffe aus der Umgebung auf, verarbeiten sie in ihrem Körperinnern, verwandeln sie dabei in andere Substanzen und geben endlich Stoffe aus ihrem Leibe wieder ab.

Stoffaufnahme.

Gasförmige, gelöste und feste Substanzen kann die Zelle sich einverleiben.



Fig. 7. Zwei in kurzem Zwischenraum gezeichnete Ansichten einer farblosen Blutzelle vom Frosch in ihrer Tätigkeit als „Freßzelle": sie hat ein Bakterium (*b*) in ihren Körper aufgenommen. (Nach Metschnikoff aus O. Hertwig.)

Die Zufuhr von Gasen, insbesondere von Sauerstoff, ist eine der elementarsten Bedingungen des Zellenlebens überhaupt. Das Werkzeug dieser Aufnahme ist die äußere Zellenoberfläche, die für dieses allerwichtigste Gas durchlässig ist.

Ebenso wird auch die Zellenoberfläche ganz oder zum Teil von Stofflösungen bespült, aus denen ihre Elementarteile Substanzen aufzunehmen, zu „resorbieren", in der Lage sind. Der Mechanismus dieser Resorption ist noch nicht hinreichend geklärt.

Freßzellen.

Die Aufnahme von festen Stoffen durch die Zellen ist im Tierleben nicht sehr weit verbreitet. Bekannt ist sie von den Darmzellen einiger Würmer, vor allem aber von den Freßzellen oder Phagozyten, die das Blut und die Gewebe der Tiere, auch des Menschen, in großer Zahl meist als frei bewegliche, teils aber auch als festsitzende Zellen-Individuen beherbergen. Eine solche Freßzelle kriecht auf ihre Beute, etwa einen Bazillus, ein Blutkörperchen zu, umfließt diese mit ihrem Protoplasma und nimmt es ganz und gar in sein Zelleninneres auf. (Fig. 7, s. auch Fig. 1, *G*.)

Wahlfähigkeit der Zellen.

Bei allen diesen Vorgängen überrascht eine Tatsache in besonders hohem Grade: von dem Gemisch von Gasen, aus dem Vielerlei der gelösten Substanzen, unter den zahlreichen körperlichen Stoffteilchen wählt jede Zellenart nur gerade die Bestandteile zur Annahme aus, die ihr zusagen. Sie resorbiert den Sauerstoff, nicht aber die Kohlensäure; die Magenzelle entnimmt dem Blute andere Lösungen als die Nierenzelle, die Freßzelle stürzt sich hastig auf be-

stimmte Bazillenarten, geht aber anderen mit Sorgfalt aus dem Wege. Der Mechanismus dieses Auswahlvermögens ist noch ganz unbekannt.

Stoffumsatz.

Die derart aufgenommenen Substanzen werden nunmehr im Innern der Zellen verarbeitet. Das wichtigste Umsatzprodukt der lebendigen Zelle ist das Protoplasma selbst, das durch den Stoffwechsel der Elementarteilchen neu erzeugt werden kann. Der Zelle eignet — natürlich nur bis zu einem gewissen Zellenalter — die Fähigkeit zu wachsen. Im späteren Leben beschränkt sich die Protoplasmaproduktion nur auf den Ersatz der beim Lebensprozesse verbrauchten Bestandteile. Das Ende der Protoplasmaerneuerung aber bedeutet den Tod der Zelle. Man nennt die Fähigkeit der Zelle, aus andersartigen Stoffen eigenes Protoplasma aufzubauen, den Vorgang der Assimilation. Werkzeug der Assimilation ist nach den Erfahrungen der Zellenforschung immer nur die chemisch-physikalische Fähigkeit bereits vorhandener Zellen.

Assimilation.

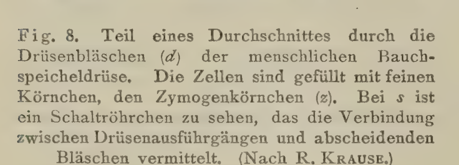


Fig. 8. Teil eines Durchschnittes durch die Drüsenbläschen (*d*) der menschlichen Bauchspeicheldrüse. Die Zellen sind gefüllt mit feinen Körnchen, den Zymogenkörnchen (*z*). Bei *s* ist ein Schaltröhrchen zu sehen, das die Verbindung zwischen Drüsenausführgängen und abscheidenden Bläschen vermittelt. (Nach R. KRAUSE.)

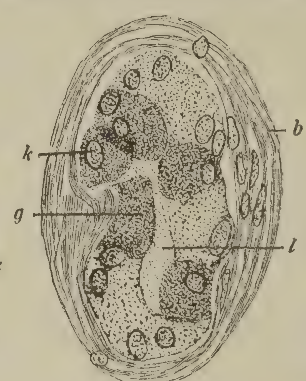


Fig. 9. Granula (*g*) in den Zellen einer Drüse aus dem Katzenmagen. *k* = Zellkerne, *l* = Lichtung der Drüse, *b* = bindegewebige Umhüllung des Drüsenschlauches. (Nach ARNOLD.)

Über dieser wichtigsten und allgemeinsten Aufgabe der Protoplasmabildung hinaus fällt den verschiedenen Zellenarten indes noch die Verrichtung zu, besondere Substanzen herzustellen, deren der Körper zu seinem Lebensprozesse bedarf. Das chemische Werkzeug dieser Wandlungsvorgänge scheinen im größten Maßstabe besondere Substanzen von eigenartiger Beschaffenheit zu sein, die sogenannten Fermente oder Enzyme, die man auch aus den Zellen befreien und für sich — allerdings noch nicht als chemische Körper — darstellen kann. Ihre Besonderheit besteht darin, daß ihre Gegenwart die Entstehung oder die Zerstörung chemischer Verbindungen in großem Maßstabe zu bewirken vermag, ohne daß sie sich selbst darin verbrauchen oder auch in die Verbindungen eintreten. Jede Zellensorte scheint dabei, je nach ihrer Aufgabe, besondere spezifische Enzyme zu bilden oder zu enthalten.

Fermente oder Enzyme.

In manchen Zellen findet man die Enzyme oder Vorstufen zu ihrer Bildung in der Form kleinerer Körnchen: und solche Körnchen oder „Granula" sind es besonders häufig, an denen oder in denen sich die zellenchemischen Vorgänge abspielen, und die man dann geradezu als Organe des Stoffwechsels, als Stoffwechselorganelle bezeichnet (Fig. 8).

Granula.

Die mikrochemische Zellenuntersuchung wählt aus diesem Grunde die Zellenkörnelungen mit großer Vorliebe zu chemischen Studienobjekten und es

gelingt in der Tat oft mit Hilfe einfacher Reaktionen, über die chemische Natur, über Vergehen und Entstehen der Zellenkörnchen ins klare zu kommen.

Als Produkte des Stoffwechsels treten in den Zellen des Darmes Fettkügelchen auf, die sich durch Schwärzung mit Osiumtetroxyd sehr deutlich nachweisen lassen. In den Zellen der Leber, in den Zellen der verschiedensten anderen Organe, zumeist im jungen, wachsenden Tiergewebe, finden sich Körnchen eines sonderartigen Kohlehydra'es, des Glycogens (Fig. 9). Andere Zellen scheiden in ihrem Innern Schleimkügelchen oder -fädchen aus, die sich zu großen Massen anhäufen können. Eine große Schar von anderen Zellenelementen beherbergt Körnchen von unbekannter Zusammensetzung: z. B. die farblosen Blutzellen, und neuere Untersuchungen machen es sogar wahrscheinlich, daß sehr viele, vielleicht alle Zellenarten in ihrem Protoplasma Körnelungen führen. Produkte des Stoffwechsels.

Die Zellen junger Embryonen ererben bereits von den Keimzellen eine Mitgift von Zelleneinschlüssen, die in der letzten Zeit besondere Bedeutung erlangt haben: die Fadenkörnchen oder Mitochondrien (Fig. 10). Aus ihnen sollen durch die Stoffwechseltätigkeit der Elemente eine große Anzahl von Zellenprodukten hervorgehen, indem sie gestaltlich verändert und chemisch umgewandelt werden. Mitochondrien.

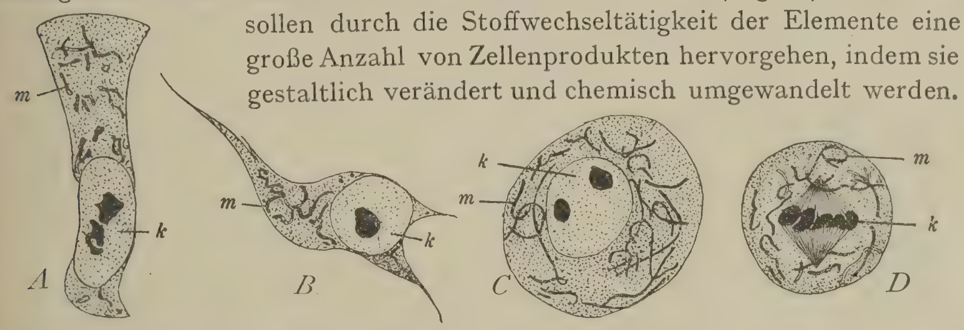


Fig. 10 *A—D*. Mitochondrien (*m*) im Zellenleibe des Keimlings vom Huhn, bei *D* der Kern der Zelle in mitotischer Teilung begriffen. (Nach MEVES aus HEIDENHAIN.)

Insbesondere werden sie für die Anlagen der fibrillären Differenzierungen des Protoplasmas erklärt, für die Ausgangsprodukte der Bildung von bestimmten Stützeinrichtungen, der Fibrillen der gewöhnlichen Stützsubstanz, der besonderen Stützsubstanz in nervösen Organen, der Ausgestaltung von Bewegungsorganen, der Muskelfibrillen, von Reizleitungsapparaten der Nervenfibrillen.

Solcherlei Formbestandteile, wie sie die chemische Umsatzarbeit herstellt, befreien sich auch aus dem engen Leibe der Zelle, sie werden, wie man dies gewöhnlich ausdrückt, von den Elementen ,,abgeschieden". In dieser Art vermögen die Zellen vielerlei Produkte auszuarbeiten, die sich selbst nur noch in geringerem Grade oder auch gar nicht am Lebensvorgange beteiligen. Die formbildende Tätigkeit der äußeren Körperzellen — aber auch solche innere Oberflächen bekleidender Elemente — scheidet an der Außenfläche derbere festere Häutchen ab: die Cuticulargebilde. In dieser Art entstehen die als Chitin bezeichneten Hautdecken der Gliederfüßler, die Schalen der Muscheln und Schnecken, die derben lederartigen Oberflächenhäute mancher Würmer, z. B. der Rundwürmer. Formbildende Tätigkeit der Zellen. Cuticulargebilde.

Andere Produkte der chemischen Zellenarbeit sind die Haargebilde, viele Skelettsubstanzen, die Kieselnadeln, die an den ,,Silikoblasten" genannten

Elementen der Kieselschwämme aufgebaut werden, die Kalkbildungszellen der Stachelhäuter, die komplizierte Kalkgerüste entwickeln. (Fig. 11.)

Diesen mehr oder minder festen Plasmaprodukten stehen zur Seite die flüssigen und gasförmigen Abscheidungen der Elemente. Als flüssige Stoffwechselerzeugnisse sind die mannigfachen Sekrete und Exkrete des Tierkörpers zu bezeichnen. Für die Abfuhr derartiger flüssiger Fabrikate bilden die Zellen, die sich mit der Seite der Lebenstätigkeit besonders beschäftigen, die Drüsenzellen, besondere Abfuhrkanälchen aus, die man Zellenhaarröhrchen oder Sekretkapillaren nennt (Fig. 12). Im Innenraume des Zellenraumes erscheinen feine wandungslose Röhrchen, die aus der Zelle herausführen, und sich außerhalb des Elementes als gröbere Kanälchen fortsetzen. Für die gasigen Plasmaprodukte, insbesondere das allgemeinste tierische Gasfabrikat im Stoffwechsel, sind besondere Abfuhrwege nicht vorgesehen: die Ableitung erfolgt auf dem Wege der Osmose. Hingegen sammeln sich in manchen gasbereitenden Elementen, wie sie in der Schwimmblase der Fische gefunden werden, die Gasbläschen als feine Schaumvakuolen an, um dann entleert zu werden.

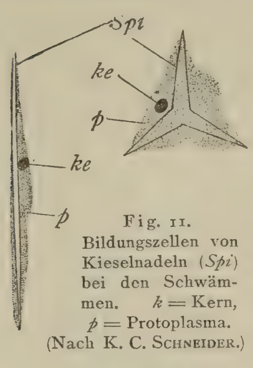


Fig. 11. Bildungszellen von Kieselnadeln (*Spi*) bei den Schwämmen. *k* = Kern, *p* = Protoplasma. (Nach K. C. SCHNEIDER.)

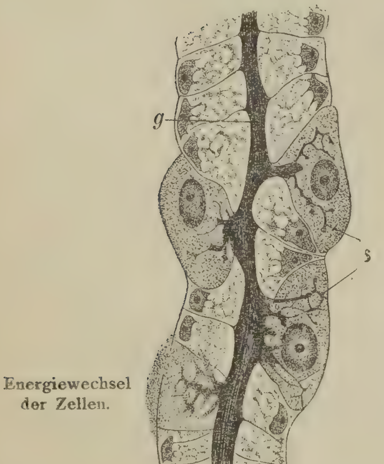


Fig. 12. Haarröhrchen im Innern der Zellen (*s*) und nach außen in den Gang (*g*) einer Magendrüse hineinführend. (Nach K. C. SCHNEIDER.)

Energiewechsel der Zellen.

Mit den Erscheinungen der Stoffwechseltätigkeit untrennbar verbunden, dem Auge indessen, auch dem am schärfsten bewaffneten meist unzugänglich, sind die Aufnahmen, Verwandlungen und Abgaben von Energiebeträgen, die bei jeder Arbeit entstehen und vergehen. Sie werden meist nur als Massenleistung merklich: die tierische Wärme, die Produktion von Elektrizität, von chemischer Energie findet im Aussehen der Elementarteile keinen Ausdruck. Nur für eine Art der Energieproduktion, für die Abgabe von Lichtkraft, besteht in gewissem Sinne eine Ausnahme. Der Mechanismus des Leuchtens der verschiedenen Tierarten ist ersichtlich ein verschiedener: man führt sie im allgemeinen aber auf den Vorgang der „Chemolumineszenz" zurück. Bei einzelnen Fröschen, beim Glühwürmchen hat man nun nachzuweisen vermocht, daß die leuchtende Substanz nach Art eines Sekretes von bestimmten Leuchtorganen, in diesen in den Leuchtdrüsenzellen produziert wird.

Beweglichkeit der Zellen.

Die zweite Grundlebenstätigkeit der lebenden Tierelemente ist die Beweglichkeit. Die „Differenzierung" der Zellen beschränkt indes bei der weitaus größten Mehrzahl aller Protoplasmen die Eigenbeweglichkeit in so hohem Maße, daß sie kaum oder gar nicht nachzuweisen ist. Dafür aber bilden andere Zellenarten diese Fähigkeit bis zu einem überraschenden Grade aus. Bemerkenswert ist, daß die K e i m z e l l e n und ihre Bildungsstufen in einem hohen Grade Wanderfähigkeit besitzen, und von ihr in bestimmten Lebensstadien in weitgehendem Maße Gebrauch machen. Man vermißt im Körper der höchsten wie der

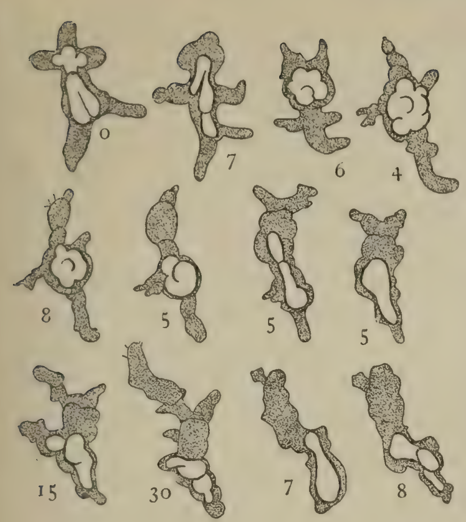


Fig. 13. Wanderzelle aus dem Schwanz einer Molchlarve, in Bewegung begriffen (nach HEIDENHAIN): die Zelle wurde in Abständen von so vielen Minuten gezeichnet, als die Ziffern angeben. Zelleib grau, Zellenkern hell.

Wanderzellen.

niedersten Tiere kaum jemals die „Wanderzellen“ oder wie sie nach ihren überaus ähnlichen Vertretern unter den Urtierchen genannt werden: die „Amöbozyten“. Sie bewegen sich ohne besondere Bewegungsorgane durch Strömungsvorgänge im Zellenleibe. Man sieht aus dem Körper bald hier, bald dort einen Fortsatz sich vorwölben, die übrige Plasmamasse nachfließen, und so wird unter ständigem Gestaltswechsel die Lage des Elementes zu seiner Umgebung verschoben. (Fig. 13.)

Wimper- und Geißelzellen.

Auch die zweite Art der Bewegungsorgane hat ihr Vorbild im Reiche der Einzelligen, in der Einrichtung beweglicher Fortsätze des Zellenleibes, der Wimpern und Geißeln. Wie mit einem dichten Pelze von allerfeinsten Härchen erscheinen einzelne Zellenarten an ihrer Oberfläche überzogen; sie heißt man „Flimmerzellen“, weil ihre Außenflächen im ganzen Zusammenhange betrachtet dem Bilde einer unruhig wogenden Oberfläche gleichen, als ob man starre Konturen, die Linien eines Hauses, durch den Dunst eines Kohlenbeckens hindurch betrachte. Bei stärkerer Vergrößerung gewahrt man als Ursache dieses unruhigen Wogens das taktmäßig blitzschnell und in regelmäßiger Folge wiederholte Nicken oder Wippen der Wimperhärchen auf einer solchen Zellenoberfläche. Die Wimpern sind im Zellenleibe, ebenso wie die Geißeln, gewissermaßen befestigt oder verankert, und das Zentrum für die Bewegung scheinen feinste Körnchen — Basalkörnchen — zu sein, die, an der Basis der Wimperhärchen gelegen, den Zentriolen ähneln und von ihnen auch abgeleitet werden. (Fig 14.)

Spermien.

Für Einzelhärchen der Elementarteile oder Geißeln, die in der Einzahl oder zu nur wenigen vereinigt vom Zellenleibe ausgehen, dienen als die besten Beispiele die Samenzellen vieler Tiere, die mit ihrem Flagellenschlag schnell, immer gegen den Strom, zu schwimmen imstande sind. (Fig. 15 S. 56.) Von dem Köpfchen dieser geißelförmigen „Spermien“ geht durch ein ähnliches Basalkörnchen oder dessen Analogon, das auch mit dem Zellenzentrum in inniger verwandtschaftlicher Beziehung steht, ein Geißelfaden ab, der zuweilen noch mit einer wellenförmig beweglichen Membran ausgerüstet ist.

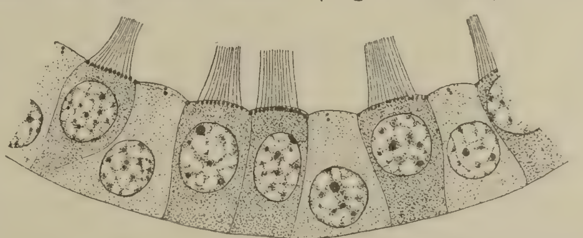


Fig. 14. Flimmerzellen, neben flimmerlosen Zellen, aus dem Nebenhoden vom Kaninchen. Die Flimmern wurzeln an den Basalkörnchen dicht unter der Zellenoberfläche. In den flimmerlosen Zellen ist das Zellenzentrum als Doppelkörnchen gut sichtbar. (Nach VON LENHOSSÉK aus HEIDENHAIN.)

Fibrillenbildungen der Zelle.

Die Differenzierung besonderer Bewegungselemente bedient sich der Produktion spezieller Fädchen, die sich zusammenziehen und wieder auszudehnen vermögen, der sogenannten kontraktilen Fibrillen oder Myofibrillen. Diese zeichnen sich durch die merkwürdige Eigenschaft aus, das Licht doppelt zu brechen, wie der Kalkspatkristall in einem Polarisationsapparat. Solcherlei Fäserchen werden in vielerlei Zellenarten abgeschieden, die damit die Fähigkeit der Bewegung, der Kontraktilität, gewinnen. Sie kommen in der Tierwelt in zweierlei Ausgestaltungen vor: als einheitliche, homogene, glatte oder als zusammengesetzte Fibrillen, die oft die Neigung haben, sich zu Bündelchen, den Säulchen, oder Leistchen von verschiedener Form zusammenzuscharen.

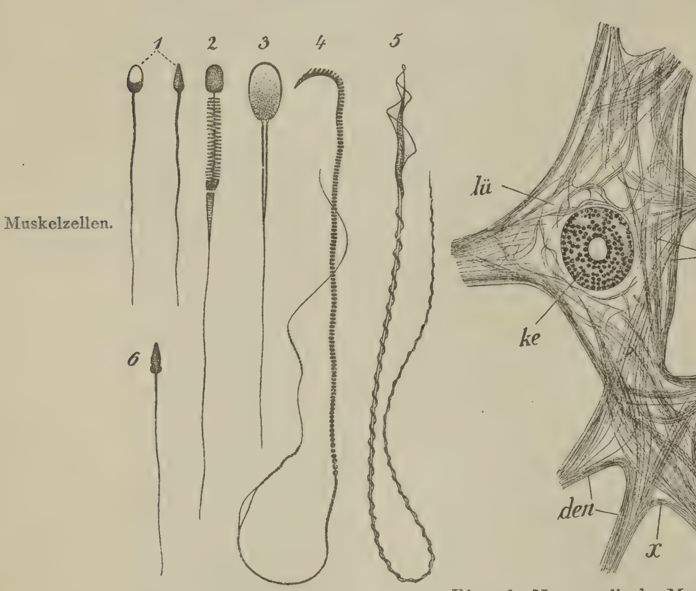


Fig. 15 Samenfäden verschiedener Tiere: 1. vom Menschen, von der Fläche und von der Kante gesehen; 2. von einer Fledermaus; 3. vom Schwein; 4. von der Ratte; 5. vom Buchfinken; 6. vom Seeigel. (Nach BALLOWITZ, KÖLLKER und VOM RATH aus WEISMANN.)

Fig. 16. Nervenzelle des Menschen mit Neurofibrillen (*fi*). *ax* = Abgangsstelle des Achsenzylinders mit seinen Fibrillen. *den* = Dendriten oder Protoplasmafortsätze mit ihren Fibrillen. *x* = Übergangsstelle der Fibrillen von einem Dendriten zum anderen. *lü* = Lücken an der Stelle der Nisslschen Körner. *ke* = Kern (vgl. auch S. 48). (Nach BETHE aus SCHNEIDER.)

Muskelzellen.

Die Fibrillen laufen entweder der Längsachse der Muskelzelle parallel oder in spiraligen Windungen; aus dieser Anordnung entsteht dann das Bild der schräggestreiften oder doppelt schräggestreiften Muskulatur. Diese Erscheinung hat aber gar nichts zu tun mit der sogenannten „Querstreifung“: hier sind es die einzelnen zusammengesetzten Fibrillen, die sich von den glatten durch ihren Aufbau aus einzelnen Querscheibchen unterscheiden. In regelmäßiger Folge aneinandergereiht wechseln solche Querscheiben, denen die Eigenschaft der Doppelbrechung zukommt, mit einfachbrechenden gewöhnlichen Scheibchen ab, die jene voneinander trennen. Man bezeichnet sie daher im Gegensatz zu den glatten als die quergestreiften Myofibrillen. Zu vielen Hunderten liegen sie vereinigt zu größeren Komplexen in Elementen mit vielen Tausenden von Kernen, während die glatten Fäserchen gewöhnlich nur zu wenigen in meist einkernigen Elementarteilchen sich zusammenordnen. Wir werden den verschiedenen Arten der kontraktilen Fibrillen bei der Betrachtung des speziellen Bewegungsgewebes im Körper wieder begegnen.

Reizbarkeit der Zellen.

Die Reizbarkeit der Zellenelemente, ihre dritte Grundeigenschaft, ist im Grunde und in ihren Anfängen von besonderen Zellenorganellen unabhängig. Auf den chemischen Reiz, auf den Lichtreiz hin reagieren Zellen mit Sicher-

heit und Beständigkeit, in deren Leibe keinerlei Differenzierungen anzutreffen sind. Die ,,Arbeitsteilung" schafft indes auch hier besondere Apparate in den Elementen, sowohl für die Reizaufnahme wie für die Reizabgabe oder Reizleitung. Auch diese Zellendifferenzierungen treten meist unter dem Bilde von Fädchen oder Härchen auf, die aber gewöhnlich starr sind. Vielerlei Sinneselemente, die Hörzellen, die Zellen für die Aufnahme der statischen oder Gleichgewichtsreize, die Schmeckzellen, sind mit solchen Sinneshärchen ausgerüstet. Für die Reizleitung werden die Neurofibrillen (Fig. 16) in den Neuronenzellen abgeschieden: so anlockend die Analogie mit den feinen Drähten der telegraphischen Einrichtungen erscheint, so ist doch heute noch kein einwandfreier Beweis dafür erbracht, daß gerade die Neurofibrillen an und für sich und nicht vielleicht das die Fäserchen umgebende Zellenplasma oder Neuroplasma die Träger der eigentlichen Reizleitungsvorgänge seien.

Neurofibrillen.

Die letzte und wichtigste allgemeine Zellenleistung ist das Fortpflanzungs- oder Vermehrungsgeschäft der Elementarteile. Auch diese Fähigkeit geht einer großen Anzahl von Zellen im Laufe der ,,Differenzierung" verloren, wenn sie gleich ursprünglich wirklich allen Zellen des Organismus zukommt. Die Erscheinungen der Zellenerzeugung laufen zuweilen ohne jede Benutzung besonderer Einrichtungen des Elementarteilchens ab, in anderen weit bedeutsameren Fällen treten spezielle Zellenorganelle in Erscheinung und in Funktion, die während des gewöhnlichen Zellenlebens, während der Zellenruhe, nicht erkennbar, wohl auch nicht vorhanden sind.

Fortpflanzung der Zellen.

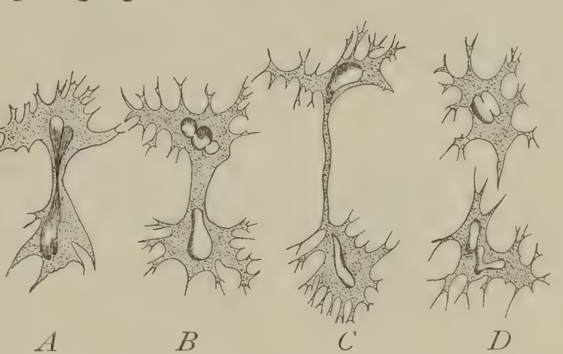


Fig. 17. Direkte Kern- und Zellteilung (Amitose) von einer farblosen Blutzelle des Frosches. *A.* Kern soeben in Zerschnürung begriffen. *B.* Kern zerschnürt. *C.* Zellenleib unmittelbar vor der vollendeten Zerschnürung. *D.* Zellenteilung beendet. (Nach ARNOLD aus RAUBER-KOPSCH.)

Der allgemeine Modus der Zellenvermehrung ist die Teilung der Elemente. In dem einfachsten Falle, bei der direkten Teilung zerschnüren sich Zellenleib und Zellenkern in zwei mehr oder minder genau gleich große Hälften (Fig. 17). Meist macht der Kern den Anfang: er zerschnürt sich, die beiden Hälften haften eine Weile lang noch mit einem dünnen Faden aneinander, dieser Faden reißt durch. Gleichzeitig beginnt auch die Zelle, sich in die Länge zu strecken, sich an einer Stelle einzuschnüren, und mit der Trennung dieser Brücke ist die Teilung des Elements beendet. Vielfach unterbleibt auch die Zellkörperzerlegung und es entstehen auf diese Weise, z. B. in der Leber, zwei- oder noch mehrkernige Elemente. Auch Abschnürungen kleiner Kernpartikelchen führen zu einer Zerlegung des Nucleus, so daß auf diese Weise Kernfragmente in Rosetten-, Rosenkranz- oder unregelmäßigen Formen zustande kommen können. Man hat in der letzten Zeit namentlich bei einzelligen Wesen Erfahrungen gesammelt, die solche Kern- und Zellenzerschnürungen als unvollkommene Aus-

Direkte Zell- und Kernteilung.

bildungsformen komplizierterer Teilungsvorgänge erkennen lassen. Jedenfalls spielen in den tierischen Organismen derlei einfache und direkte Zellenvermehrungen eine nur untergeordnete Rolle.

Indirekte Kern- und Zellteilung. Der wichtigere und häufigste Zellfortpflanzungsprozeß ist ein weit verwickelteres Geschehen. Zwar die Zerlegung des Zellenleibes vollzieht sich in der gleichen einfachen Art, aber am Kerne treten eine Anzahl bemerkenswerter Umgestaltungen und sonderbarer Bewegungsvorgänge auf. Die Umformungen modeln Kern- und Zellenbestandteile in mehr oder minder ausgesprochene Fädchengebilde um: von dem Auftreten dieser Fädchen (griechisch Mitos) hat Mitose. der Prozeß den einen seiner Namen, den der Mitose oder mitotischen Teilung

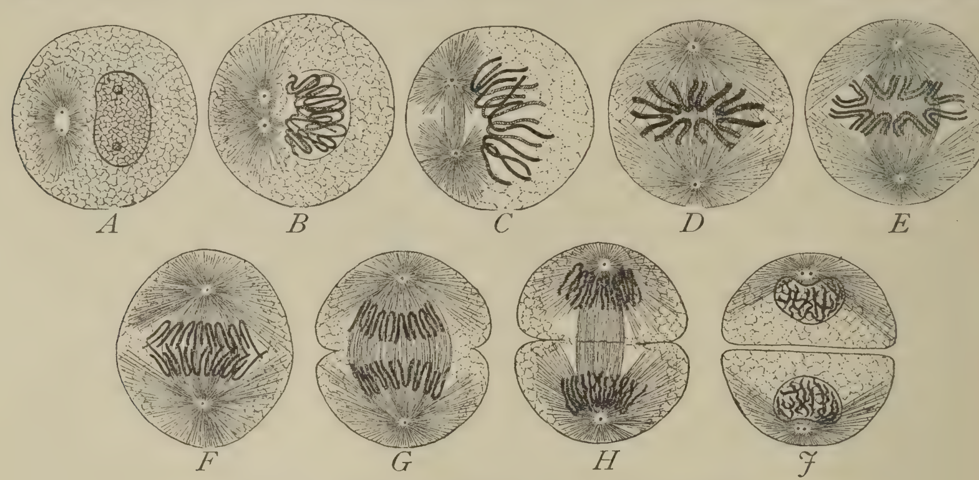


Fig. 18. Schema der Zellteilung: Karyokinese oder Mitose.
(Nach RAUBER-KOPSCH verändert aus WEISSENBERG.)

A. Kern der Zelle in Ruhe, Zentrum soeben geteilt, von der Plasmastrahlung umgeben. *B.* Färbbare Kernsubstanz, Chromatin, zum Kernfaden oder Knäuel umgewandelt, Kernmembran in Auflösung begriffen. Zentrenstrahlung weiter ausgebildet. *C.* Kernfaden in die Kernsegmente oder Chromosome zerfallen; Zentren auseinandergerückt, umgeben von der Polstrahlung, verbunden durch die Anlage der Spindel. *D.* Kernsegmente zum Mutterstern geordnet, die Zentren an den Polen der Spindelfigur, umgeben von der Polstrahlung. *E.* Die Muttersternsegmente in die Tochterkernsegmente durch Längsspaltung zerlegt. *F.* Auseinanderweichen der Tochterkernsegmente. Tochtersternfigur. *G.* Beginn der Einschnürung des Zellenkörpers, Tochtersterne weiter zu den Spindelpolen gerückt. *H.* Nahezu vollendete Durchschnürung des Zellenkörpers, Tochterkernsegmente beginnen sich an den Polen zu den Tochterknäueln zusammenzufügen. *J.* Vollendete Teilung der Zelle, färbbare Kernsubstanz zum Zustand des ruhenden Kerns zurückkehrend, Spindelfigur verschwunden, Kernmembran neu gebildet, Zellenzentren wieder als Doppelkörnchen im Plasma.

erhalten. Von den Bewegungsvorgängen, die hierbei an der Kernsubstanz sich Karyokinese. abspielen, nennt man ihn auch Kernbewegungsteilung oder Karyokinese. (Fig. 18.)

Der ruhende Zellenkern, dessen Bau oben geschildert wurde, gestaltet sich in dem ersten Akte, dem Vorbereitungsstadium oder der Prophase zu einem Kernfaden um: die Chromatinkügelchen reihen sich Körnchen neben Körnchen aneinander, so daß schließlich der ganze färbbare Kerninhalt aus einem Faden, gebildet aus allen Chromiolen, besteht, die der Ruhekern einschloß. Dieser Faden, einem enggewundenen Knäuel gleich, zerfällt alsbald in einzelne Chromosome. Stücke, die Kernsegmente oder Chromosome, deren Anzahl für jedes Tier, für jede Pflanze ein für allemal feststeht: stets tritt bei allen Kernteilungen der gleichen Lebewesenart die gleiche Chromosomenzahl auf. Sie schwankt

dabei in weiten Grenzen: die niederste Zahl, die man bis jetzt auffinden konnte, ist zwei, eine der höchsten 168. Der Mensch besitzt wahrscheinlich, wie viele andere Tiere und Pflanzen auch, 24 Chromosome. Diese Umformungen im Kerne, der seine Membran auflöst und nunmehr mit dem Protoplasma frei verschmilzt, begleiten Wandlungen im Zellenleibe. Das Zellenzentrum spaltet sich — wenn es nicht zuvor schon ein Doppelkörnchen gewesen war — in zwei Kügelchen, um das sich das Protoplasma in Form von prächtigen sonnenartigen Strahlungen anordnet, die man in der lebendigen Zelle gut wahrnehmen kann. Die neuen Zentriolen rücken auseinander, und zwischen ihnen bildet die Protoplasmastrahlung eine Spindelfigur, in deren Äquator sich die Kernsegmente regelmäßig sternförmig zu einer Platte gruppieren. Die Centra sind jetzt an die Pole der Spindel gerückt: das zierliche Bild, das jetzt die Zelle darbietet, heißt man den Mutterstern oder den Monaster der Kernteilung. Diese Figur bedeutet den Höhepunkt des ganzen Ereignisses, das Vorbereitungsstadium ist abgeschlossen: es beginnt das Hauptstadium nun, die Metaphase. Ihr wichtigstes Geschehnis ist der springende Punkt des gesamten verwickelten Mechanismus: die Kernsegmente spalten sich ihrer Länge nach in zwei gleiche Hälften; aus den Mutterchromosomen werden die Tochterchromosome. Jede Teilhälfte gleitet nunmehr auf einen Spindelpol zu, die eine nach dem oberen, die andere nach dem unteren, niemals beide zu dem gleichen Zentriol hin. Dadurch wird eine fast mathematisch genau gleichmäßige Verteilung der zu den Kernsegmenten vereinten Chromiolen erzielt. Zumeist wandern die Chromosome, wenn sie u-förmige Gestalt besitzen, mit ihren geschlossenen Schenkeln polwärts: aus dem Mutterstern sind die Tochtersterne oder der Dyaster entstanden. Damit tritt der Kern in die Anaphase seiner Teilung ein, begibt sich auf den Rückweg zur Bildung eines Ruhekernes. Auch der Zellenleib beginnt nunmehr seine Teilung: er schnürt sich in den Äquator durch eine Ringfurche ein, und während die Tochterchromosome sich an den Polen sammeln, schneidet die Ringfurche, immer stärker und stärker sich vertiefend, durch den ganzen Zellenleib hindurch. Die Spindel, noch eine Zeit lang sichtbar, wird dabei zusammengeschnürt, wie ein Bündel von feinen Drähten. Der Endakt, die Telophase der Teilung, führt den Kern wieder völlig in den Ruhezustand über. Die Chromosome legen sich mit ihren Enden aneinander, bilden wieder einen undeutlichen Knäuel, zerteilen sich in ihre kleinen Chromiolen. Die Kernmembran tritt wieder auf, das Liniennetz erscheint, die Plasmastrahlen schwinden und in den beiden jetzt völlig voneinander abgeschnürten Tochterzellen liegt der ruhende Kern, der alsbald wieder in eine neue Teilung einzutreten vermag. Oft vermag man noch an der Lage der Elemente zueinander zu erkennen, welche Zellen aus einer Mutterzelle hervorgingen.

Dieses Schema wird nicht immer innegehalten, es gibt abweichende Mitosentypen, vor allem treten die Chromosome oft in andersartiger Gestalt auf, als Kügelchen, als bohnen- oder nierenförmige Gebilde. Zuweilen erkennt man deutlich, daß sie von verschiedener Form sind und dann findet sich oft die gleiche Gestalt zweimal vertreten. (Fig. 19.) Wichtige Unterschiede von



Fig. 19. Ansicht der Äquatorialplatte einer Kernteilungsfigur aus dem Hoden eines Käfers, zur Erläuterung der verschiedenen Größe und Gestalt der Chromosome. (Nach WILSON.)

diesem normalen Geschehen liegen vor, wenn ein Chromosom ungeteilt in nur eine der Tochterzellen übergeht: Erscheinungen, die zumal bei der Bildung der Geschlechtszellen vorkommen und für die Lehre von der Vererbung besondere Bedeutung gewonnen haben. Atypische Mitosen spielen sich mit Vorliebe in krankhaft veränderten Zellen ab, z. B. in den bösartigen Neubildungen beim Menschen und Tieren.

Die Gewebe und Organe des Tierkörpers.

Vereinigung der Zellen zu Geweben und Organen.

Im Körper der höheren Tiere und Pflanzen leben die Elementarteile nicht wie bei den Urtierchen und Urpflanzen, den Einzelligen, für sich allein, sondern im Verbande mit vielen ihresgleichen. Dieses Zusammenleben übt in hohem Maße eine umgestaltende Wirkung auf Bau und Leistung der Einzelelemente aus. Die Zellen müssen sich einander anbequemen, sie müssen Vorrichtungen entwickeln, um ihren Zusammenhang zu wahren, sie müssen die vielfältigen Aufgaben des Organismus in *gemeinsamer* Arbeit lösen, nicht jede auf eigene Faust, sondern im geordneten Zusammenwirken mit ihren Schwestern. Das geht nun sicher nicht ohne Einbuße ab für das Einzelelement, sie müssen sich in die vorhandene Nahrung, in den verfügbaren Raum teilen; das bedeutet aber architektonisch und funktionell auch die Möglichkeit, neue und verwickeltere Aufgaben zu bewältigen.



Fig. 20. Morula oder Maulbeerlarve, ein Zellenhaufen, hervorgegangen aus der Zellteilung eines befruchteten Eies vom Lanzettfischchen. (Nach CERFONTAINE aus KORSCHELT und HEIDER.)

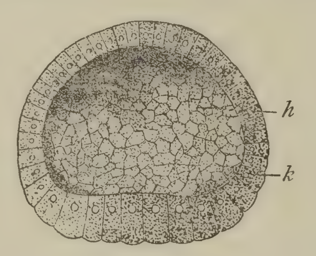


Fig. 21. Schnitt durch eine Keimblase (Blastula) vom Lanzettfischchen. Die Innenhöhlung (*h*) wird umschlossen von epithelial zusammenhängenden Zellen, in einer Schicht geordnet. *k* = Kern der Zellen. (Nach HATSCHEK aus O. HERTWIG.)

Die Bedingungen gegenseitiger struktueller und funktioneller Anpassung erreichen die Elementarteilchen auf dem Wege der *Gewebebildung*.

Gewebe sind Zellengemeinschaften ursprünglich gleichartiger Elemente, einschließlich ihrer Umwandlungsprodukte, befähigt zu einer einheitlichen bestimmten Leistung.

Gestalt und Leistung der Gewebe.

Gestalt und Verrichtung der Gewebe hängen von vielerlei verschiedenartigen Bedingungen ab; als hauptsächliche unter ihnen erscheinen: die Art der Zusammenfügung der Einzelelemente, die Beteiligung von mehrfachen und sonderartigen Bestandteilen am Aufbau des Gewebes, die Verwendungsart des Gewebes im Ganzen des Organismus. Diese verschiedenen Prinzipien lassen sich nicht immer klar voneinander scheiden, sondern arbeiten in ihrem Wirken gegeneinander und miteinander in oft nicht immer durchsichtigem Walten. Nur die inneren Bedingungen liegen klar zutage: einerseits werden die Gewebe im Dienste abweichender, differenter Architektonik und Funktion umgemodelt: das sind die *Differenzierungserscheinungen*; andererseits

unterliegen sie dem Prinzip, in sich und mit den anderen Geweben neue höhere Einheiten aufzubauen und mit diesen verbunden Arbeit zu leisten: das sind die Integrationserscheinungen. Differentiation und Integration schreiten untrennbar aneinander gefesselt, Hand in Hand einher, die eine ist ohne die andere nicht vereinbar mit dem Fortbestande eines gesetzmäßigen Lebensprozesses.

Zellenverbände von lockerer und straffer Fügung, von der Beweglichkeit einer Flüssigkeit bis zur Steinfestigkeit des Elfenbeins finden sich im Tierorganismus nebeneinander. Dies sind beides die extremen Glieder einer Reihe vielstufiger Übergänge, die keine Aufzählung zu erschöpfen vermag.

Kittsubstanzen.

Die Mittel und Wege, die sich die Elementarteilchen schaffen, um sich zu Verbänden zusammenzufügen, sind überaus verschiedener Art. Oft erzeugen die Zellen nur verschwindende Mengen einer klebrigen Kittsubstanz, mittels derer sie dann oft locker, oft sehr fest aneinander haften. Oder sie produzieren Verzahnungen, die ineinandergreifen, verbinden sich durch feine zarte oder derbe faserige Brücken miteinander. In anderen Fällen liefern sie auf irgendeinem Wege eine Substanz von flüssiger, fest-weicher oder ganz harter Beschaffenheit, die sie zwischen sich einschieben, in die sie sich einbetten und mit Hilfe derer sie sich miteinander vereinen. Nur wenige Elemente bewahren sich auch im Gewebeverband eine beschränkte oder unbeschränkte Bewegungsfreiheit und kriechen und wandern innerhalb oder auch außerhalb seiner Grenzen von Ort zu Ort oder vermögen wenigstens sich auszudehnen oder sich zusammenzuziehen. Welches von diesen Mitteln das Gewebe im einzelnen sich dienstbar macht, hängt vermutlich ganz von seiner Aufgabe ab, oder dem Platze, auf den es im Laufe der Entwicklung des Lebewesens gewiesen wird. Ein Haufen von Zellenkugeln, entstanden aus der fortgesetzten Teilung einer tierischen Eizelle, durch geringe Mengen einer klebenden Kittsubstanz aneinandergehalten: das ist ein Zustand des tierischen Organismus, wie er bei jeder Entwicklung durchlaufen wird, und wie er jeder Gewebebildung vorausgeht (Fig. 20). Alsbald aber wird er mit dem Fortschreiten der Zellenteilungen abgelöst von der Bildung eines ersten ganz primitiven Urgewebes: die Zellenelemente verlieren ihre kugelige Gestalt, pressen sich aneinander und bilden miteinander verklebend eine einfache Zellenlage, ein feinstes Häutchen, ein Keimblatt, wie es die Entwicklungsgeschichte nennt (Fig. 21).

Epithelgewebe

Gewebe, deren Urbild diese Form der Zellenfügung ist, bei der im wesentlichen eben lediglich Zellen, durch minimale Klebemengen aneinander gekittet, den Elementarverband aufbauen, heißen Epithelien.[1]) Solche Epithelien oder epithelialen Zellenverbände spielen im tierischen Organismus die wichtigste Rolle: es gibt kein einziges Tier, in dessen Leib nicht Epithelien vorhanden sind. Alle anderen Gewebeformationen können fehlen — nur niemals das

[1]) Dieser Name leitet sich ab vom griechischen ἐπι auf θηλη Brustwarze. An der Leiche löst sich leicht ein feines Häutchen an der Brustwarze ab, das von dem holländischen Anatomen Ruysch als „Epithelium" zuerst benannt und späterhin als Beispiel für alle diese feinen Hautbildungen zu einem allgemeinen Fachausdruck verallgemeinert wurde.

Epithel; wie es denn auch dem Ursprunge nach die Ausgangsform aller anderen Gewebeverbände darstellt.

Aus dem epithelialen Zellengefüge wandern schon frühzeitig einzelne Elemente aus, die sich in den schleimig-gelatinös-wässrigen Abscheidungsprodukten der Keimlingszellenlagen verteilen. Damit ist der Typus einer andersartigen Formation geschaffen, bei der die zelligen Elementarteilchen nicht mehr dicht und unmittelbar aneinanderschließen, bei dem außer den zellulären Bestandteilen noch Abscheidungs- oder Verwandlungsprodukte von Zellen als Substanz zwischen den Zellen eine wesentliche Rolle spielen: das ist der Typus der Grundsubstanzgewebe, auch Stütz- oder Bindesubstanzgewebe genannt, weil sie vorzugsweise, aber nicht ausschließlich, mechanische Funktionen im Körper erfüllen.

Grundsubstanzgewebe.

Außer den Epithel- und den Grundsubstanzgeweben kommen auf den höheren Stufen der tierischen Entwicklung noch zwei andere Gewebeformen zur Ausbildung, die an sich höhere Spezialisierungen der einfachen Gewebe darstellen und deren Arbeiten ursprünglich von den Urgeweben mitausgeführt wurden: das sind das Muskelgewebe und das Nervengewebe. Jenes faßt die kontraktilen Elemente des Tierkörpers zu spezieller Arbeit, in eigentümlicher Architektonik zusammen, dieses die reizleitenden und reizaufnehmenden Elementarteile mitsamt ihren eigenen Stützeinrichtungen.

Muskel- und Nervengewebe.

Das Epithelgewebe.

Epithelgewebe.

Das Epithelgewebe deckt die äußeren und inneren Oberflächen der tierischen Organismen, es überzieht als feine, ununterbrochene Lage die Hautaußenfläche, die Innenflächen des Darmkanales mit allen seinen Anhängen, der Ausscheidungs- und Fortpflanzungsorgane, des Gehirn- und Rückenmarks usf.

Die Regel, daß im tierischen Bauplan die Epithelien und ihre Abkömmlinge die oberflächlichen Körperlagen, daß sie die Grenzschichten gegen die Außenwelt bilden, wird nur selten durchbrochen. Nur ausnahmsweise treten andere Gewebeformen unter Verlust des epithelialen Deckmantels an die Oberfläche, z. B. am Geweih der Hirsche oder anderer Geweihträger, und auch hier ist das nur eine vorübergehende Erscheinung. Ursprünglich wird die Außenlage jedes tierischen Organismus immer von einer Epithelhülle gebildet. Das geht soweit, daß auch alle die Räume, die mit der Außenwelt in irgendeiner noch so mittelbaren Verbindung stehen, die durch Umwachsung in den Körper eingeschlossen wurden, immer von Epithelien ausgekleidet bleiben.

Aber auch wahre Binnenräume des Körpers werden von dieser Gewebeform austapeziert und außerdem senkt es sich in die Tiefe des Körpers hinein und bildet die Hauptabscheidungseinrichtungen des Tierkörpers, die Drüsen.

Bau der Epithelien.

An dem Aufbau eines Epithels können sich nur eine einzige oder auch mehrere, oft sehr viele Lagen oder Schichten von Zellen beteiligen, so daß Häutchen recht verschiedener Mächtigkeit entstehen, von der Zartheit einer hauchfeinen Membran mit weniger als einem Tausendstel Millimeter Dicke, wie z. B.

das Epithel des Bauchfelles, des Lungenfelles und der Herzbeutelhöhle, bis zu der derben widerstandsfähigen Epithelbedeckung einer Rhinozeros- oder Elefantenoberhaut. Man unterscheidet nach der Zahl der Zellenlagen einschichtige oder ungeschichtete und mehrschichtige oder geschichtete Epithelien.

Die Gestalten der Elemente, die sich zum Epithelverbande zusammenschließen, lassen diese Gewebeart in mehrere Hauptgruppen einordnen. Bei den einfachen ungeschichteten Epithelien entscheidet naturgemäß die Form der Elemente in der einzig vorhandenen Zellenlage. Anders ist es bei den geschichteten Epithelien. Hier richtet sich die Benennung nach der jeweilig zu oberst, zu äußerst gelegenen Zellenformationen: denn sie ist es, die den spezifischen Funktionsdienst verrichtet, während die in der Tiefe ruhenden Elementarteilchen in der Regel für den Ersatz der verbrauchten, zugrunde gehenden obersten Zellenlagen bestimmt sind, und mithin eine Keimschicht, ein Ersatzlager darstellen. Während die oberen Schichten in der Regel recht dicht aneinandergefügt sind, liegen zwischen den Ersatzzellen oft enge Spalten oder Hohlräume, die dem Saftstrom den Durchtritt gestatten, hin und wieder sogar auch einer Wanderzelle oder sogar vielen von ihnen das Passieren erlauben, die dann auch die obersten Zellenlagen durchdringen.

Gestalt der Epithelzellen.

Die einfachsten Grundformen der Epithelialelemente sind die platte, die würfelförmige und die zylindrisch-prismatische Gestalt: bei der ersten Form bleibt der Dickendurchmesser hinter allen anderen Abmessungen der Zelle weit zurück, sie ähnelt einer flachen Scheibe, einer Fliesenplatte oder einem großen Pflasterstein. Bei der kubischen Gestalt halten sich Dickendurchmesser und Breitenmaß im großen ganzen die Wage, bei der zylindrischen Form ist die Grundfigur eine aufrecht stehende Walze oder ein stehendes mehrkantiges Prisma; der Höhendurchmesser übertrifft die anderen Dimensionen der Zelle bei weitem. Nur ist zu bemerken, daß an dieser Form die mannigfachsten Abweichungen vorkommen; besondere innere und äußere Differenzierungen der Deckzellen verwischen oft die Eigenform bis zur Unerkennbarkeit.

Plattenepithelien.

Epithelien, deren Elemente dünnen, flachen Platten gleichen, die mit ihrer Unterfläche dem Grundboden aufruhen, mit ihren Rändern Kante an Kante sich den Nachbarelementen anfügen, heißen Platten- oder Pflasterepithelien. (Fig. 22 u. 23 s. S. 64.)

Beim geschichteten Plattenepithel ist es nur wieder die oberste Zellenschicht, die aus solchen Zellenscheiben zusammengefügt ist: die Elemente der unteren Lagen sind im allgemeinen von rundlicher oder polyedrischer Gestalt, die untersten, die an die Bodenfläche angrenzen, haben an dieser Stelle zum mindesten eine ebene Grundfläche.

Einfache Plattenepithelien kommen zumeist zur Verwendung, wenn die schützende Deckhülle möglichst zart, möglichst fein, möglichst durchlässig für den Stoffaustausch, sei es gasiger oder flüssiger Art, ausgestaltet werden soll. Die Atmungsorgane, in denen sich der Gaswechsel zwischen Körpersaft und Umgebungsmittel vollzieht, die Teile der Exkretionsorgane, denen Flüssigkeitsabscheidungen, einem Filtrationsprozesse vergleichbar, obliegen, benutzen an

zweckdienlichen Stellen, so in den Lungenbläschen und den Nierenkörperchen, diese Epithelart zur Lösung ihrer Aufgaben.

Recht im Gegensatze dazu stellen die geschichteten Plattenepithelien die wahren Panzereinrichtungen des Tierkörpers. Wo der zartere, weichere Körper gegen die rauhen Angriffe der umgebenden Welt sich zu schützen gezwungen ist, da liefert das geschichtete Plattenepithel Schutz und Schirm. Dem zerstörenden Einfluß von Luft und Wasser, der schneidend harten Kieselhäute der Nährgräser, setzt in der Haut der Wirbeltiere, in Mund, Speiseröhre und Magen der Wiederkäuer das geschichtete Plattenepithel und seine Abkömmlinge seinen Widerstand erfolgreich entgegen. (Fig. 24.)

Mehrschichtige Epithelien mit ganz ähnlicher Aufgabe und ähnlichen Formationen schützen die langen Wege, die zur Ausfuhr der wässrigen Abscheidungen des Körpers beim Menschen und den höheren Tieren dienen, die Gänge und Reservoire für die Harnabsonderung. Nur sind hier die obersten Zellenlagen nicht immer plattgestaltet, das ist vielmehr nur der Fall im Zustande der Dehnung, z. B. bei vollkommener Anfüllung der Harnblase mit Flüssigkeit. Bei der Entleerung, bei der Zusammenziehung werden die Deckschichtzellen ganz dick und rundlich, während die Wand sich in Falten legt: erst mit erneuter Füllung dehnen sich die Elemente wieder zu platten Schuppen aus. So leistet auch hier diese Epithelform physikalischen Schutz- und Anpassungsdienst gegenüber den Einwirkungen nunmehr körperfremd gewordener Ausscheidungsstoffe. Man hat diese Epithelformation mit dem schlechten Namen „Übergangsepithel" bezeichnet.

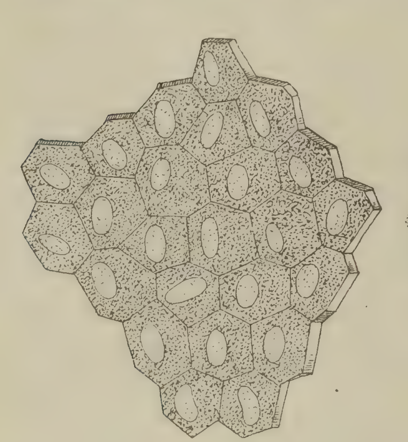


Fig. 22. Schema eines einfachen Plattenepithels. (Nach Tourneaux aus Rauber-Kopsch.)



Fig. 23. Einfaches Plattenepithel von der Fläche gesehen, vom Bauchfell einer neugeborenen Ratte. k = Kerne, g = Zellengrenzen. (Nach R. Krause.)

Übergangsepithel.

Den physikalischen Aufgaben wird das „Deckepithel" noch in weitergehendem Maße gerecht durch Umgestaltungen und Produkte, die es im gegebenen Falle entwickelt. Zweierlei Wege stehen ihm offen. Entweder wandeln sich die Zellenelemente ganz und gar selbst in überaus widerstandsfähige Substanzen um, sie ändern ihre chemische Zusammensetzung und damit ihre Lebenseigenschaften. Oder aber sie beginnen Stoffe abzusondern, während sie selbst ganz oder zu ihrem größten Teile in ihrer alten Form erhalten bleiben.

Die erste Methode schlägt das geschichtete Plattenepithel der Körperhaut bei den Wirbeltieren ein — von den niedersten Fischformen abgesehen. Die jeweils an der Oberfläche, in unmittelbarer Berührung mit Luft und Wasser gelegenen Zellen, verwandeln sich in Hornsubstanz; die eigentlichen Hörner der Wiederkäuer z. B. sind selbst im Grunde nichts weiter als solche Mäntel derartiger Substanz, die sich an den Stirnknochenzapfen zu besonderer Mächtigkeit entwickeln. Auch Hufe und Klauen, Nägel und Krallen, Schuppen, Haare und Federn sind solche besondere Hornorgane, die der Metamorphose des geschichteten Deckepithels der Körperoberfläche ihre Entstehung verdanken. Das weiche, zarte protoplasmareiche Element der unteren, der Ersatzschichten des Epithels steigt, je älter es wird, von nachrückenden jüngeren Schwestern emporgedrängt, in die oberen Lagen empor, wird rundlich, dann platt und in seinem Leibe erscheinen feinste Tröpfchen einer Substanz, Keratohyalin genannt, das man früher, wie das in der nächsthöheren Schicht abgelagerte durchsichtige Eleïdin, für eine Vorstufe des Hornes hielt, in das sich allmählich das gesamte Schüppchen verwandelt. Bei den meisten Wirbeltieren werden die verhornten Zellen als Ganzes im Zusammenhange abgestoßen, so z. B. bei der Häutung der Schlangen (Natternhemd). Bei den Vögeln und Säugetieren gehen andauernd die obersten in Hornsubstanz verwandelten Schüppchen verloren und ersetzen sich rasch durch den Nachschub von unten. Die Hornschüppchen kann man in jedem warmen Waschwasser, an jedem Pferdestriegel in Massen abgestreift finden. An der Haut der höheren Wirbeltiere verlieren die Zellen dabei ihre Kerne, die aber z. B. am Nagel vollkommen sichtbar erhalten bleiben.

Verhornung.

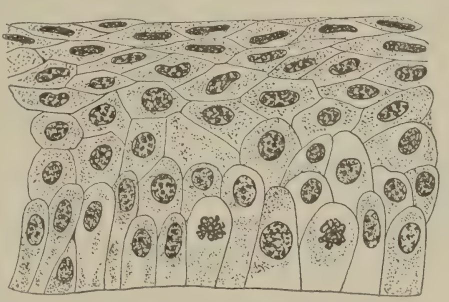


Fig. 24. Geschichtetes Plattenepithel von der Hornhaut des Menschen. (Nach R. KRAUSE.)

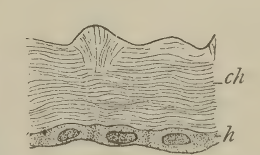


Fig. 25. Epithelzellenlage (*h*) oder Hypodermis einer Blattwespe mit abgeschiedenem Chitin-Oberhäutchen (*ch*) oder Chitin-Cuticula. (Nach R. HERTWIG aus O. HERTWIG.)

Den notwendigen ausgiebigen Schutz der empfindlichen Körperdecke verschafft sich das Deckepithel anderer Tierstämme durch Abscheidung sehr widerstandsfähiger Hüllen. Der mechanischen Leistung wird entweder durch Erzielung lederartiger Festigkeit, z. B. in der Haut vieler Würmer, oder durch die Härte eines Panzers genügt. Die Gliederfüßler, z. B. die Insekten und Krebse, entwickeln in der zarten plattenförmigen, einschichtigen Zellenlage ihre Hautbekleidung als ein zuerst feines zartes, dann durch Anfügung immer neuer Schichten mächtiger und fester werdendes Häutchen, die Chitinbekleidung ihres Körpers. (Fig. 25.) Man bezeichnet solche Abscheidungen, Umwandlungen der äußersten Schichten des Zellenprotoplasmas als Oberhäutchen- oder Cuticularbildungen. In der Regel sind sie sehr feine und zarte Häutchen — wir werden ihnen bei anderen Epithelformen wieder begegnen — hier nehmen sie sehr mächtigen, unter Umständen ganz gewaltigen Umfang an, so daß sie

Cuticularbildungen.

förmliche Schutzschilde oder Gürtel bilden. Bei den Krebsartigen werden diese Panzer durch Verkalkung noch widerstandsfähiger: jede Hummerschere gibt von dieser Eigenschaft ein gutes Bild! Ja, das platte Deckepithel, hier Hypodermis genannt, weil sie unter dem Panzer liegt, leistet noch mehr. Sie sorgt, wie an dem Hornüberzug der Wirbeltierhaut, auch für den Ersatz. Der Panzer wird dem wachsenden Krebs z. B. zu eng, er wird abgestreift und schon haben unter ihm die hypodermalen Zellen begonnen, einen neuen zu produzieren, der vorerst — im Stadium der „Butterkrebse" — noch weich und zart ist, alsbald aber dick und hart wird. So erneut sich die Tätigkeit des Deckepithels Jahr für Jahr. Ähnlichen Vorgängen verdanken die Schalen der Muscheln und Schnecken ihren Ursprung, wenngleich hier nicht die ganze Körperoberfläche, sondern bestimmte Hautfalten, Mantel genannt, mit ihrem Epithel die Abscheidung der Hartstoffe übernehmen. Es sind das übrigens durchaus nicht immer platte Zellenlagen, sondern oft auch kubische und noch höhere Elemente, wie denn überhaupt bei allgemein-biologischer Betrachtung die Form der Zelle hinter der Eigenart ihrer Leistung oft an Bedeutung in den Hintergrund tritt.

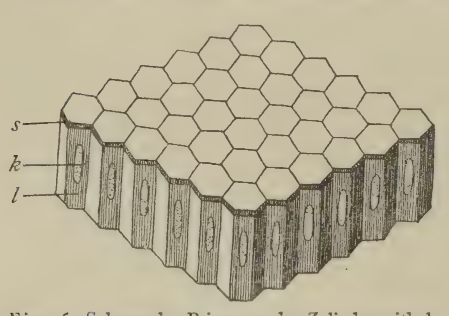


Fig. 26. Schema des Prismen- oder Zylinderepithels. l = Zellenleib, k = Kern der Zellen, s = Schlußleisten.
(Nach Tourneaux aus Stöhr.)

Dafür ist ein treffendes Beispiel die Unsicherheit der Benennungsweise, die häufig bei den nicht ausgesprochenen platten und nicht deutlich zylindrischen Epithelformationen zutage tritt: man muß sich da häufig mit den Ausdrücken: platt-kubisch, niedrig-zylindrisch usf. helfen. Kubische, oder besser prismatische Epithelien, deren Elementarteilchen nebeneinander liegen, wie etwa die Steine eines Fahrdammpflasters, kommen so gut wie niemals in Schichtung, sondern fast stets in einer Zellenlage, als ein einfaches Würfelepithel vor. Ihre Allgemeinaufgaben beruhen weniger im Decken und Schützen der Unterlage, sondern mehr in chemischen Leistungen: der Produktion und Absonderung von Substanzen im Dienste des Organismus; sie teilen diese Fähigkeiten mit dem Prismenepithel, mit dem sie unter vielen Gesichtspunkten gemeinsam behandelt werden können.

Kubisches und zylindrisches Epithel.

Beide ruhen nicht mehr mit einer relativ großen Fläche ihrer Unterlage auf, sondern erheben sich über deren Ebene beim zylindrisch-prismatischen Epithel oft zu recht ansehnlichen Höhen (Fig. 26). Sie sind nicht einfach mit ihren Seitenflächen aneinander geklebt, sondern verfügen noch über eine besondere Kitteinrichtung, die sich überall da auszubilden scheint, wo es sich um festen An- und Abschluß von Elementarteilchen aneinander handelt, z. B. auch bei den obersten Zellenlagen des vorhin geschilderten „Übergangsepithels". Diese Kittsubstanz umrahmt das Oberende einer jeden Zelle mit einem festen, dichten, aber sehr feinen Leistchen (Fig. 26). Miteinander bilden sie eine Art Gitter oder Netz, in deren Maschen die Zellenoberenden fest darin stecken. Wenn die Form der Elemente recht regelmäßig prismatisch vieleckig ist, dann

sieht auch das Schlußleistennetz von der Fläche her wie ein zierliches Drahtgitter aus. Schlußleisten.

Auch hier beim kubischen und zylindrischen Epithel spielen Häutchenbildungen am Zellenoberende eine wichtige Rolle. Säume, aus feinsten Borsten oder Härchen gebildet, die im Plasma der Zelle stecken, bedecken die Oberfläche: zwischen ihnen scheinen feine Poren die Verbindung der Umwelt mit den Zellenräumen zu vermitteln. Der Darm, die Nierenzelle, tragen solche „Cuticularsäume" in schöner Ausprägung: oft erscheinen sie auch ganz homogen.

Diese Zellenfortsätze sind in sich starr und unbeweglich, wenn sie auch vielleicht unter besonderen Umständen von der Zelle aus eingezogen werden können. Von ihnen unterscheiden sich die beweglichen Zellenhärchen durch ihr lebhaftes

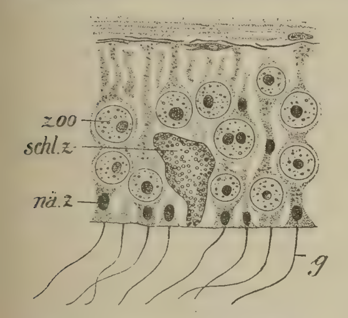


Fig. 27. Haut des Magenraumes eines Polypen. *nä* = Nährzellen mit Geißeln (*g*). *schle* = Schleimzellen, *zoo* = Zoochlorellen, kleine Algenzellen, die in der Wand des Magens dauernd leben. (Nach O. Hertwig aus Schneider.)

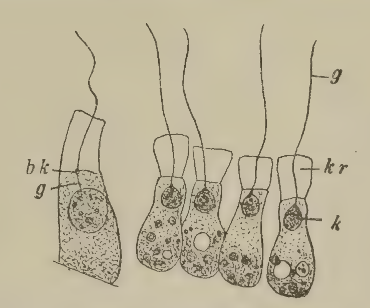


Fig. 28. Kragengeißelzellen aus dem Magenkammerraum eines Schwammes (Sycon raphanus): die Geißeln (*g*) sind mit einem Basalkorn (*bk*) versehen und haften mit einer Geißelwurzel (*g*) in der Zelle, die am Oberende einen feinen kragenartigen Fortsatz (*kr*) trägt. *k* = Kern der Zelle. (Nach K. C. Schneider.)

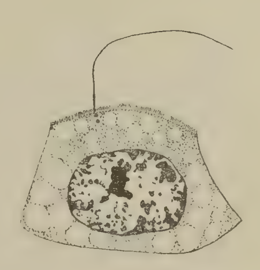


Fig. 29. Nierenzelle einer Salamanderlarve mit einer Geißel, deren Basis nahe den Zentren der Zelle gelegen ist. (Nach Meves aus Heidenhain.)

nie stillstehendes Hin- und Herpendeln. Sowohl kubische als zylindrische Epithelien, in einfacher oder geschichteter Ausbildung, kommen in der Gestalt von Flimmerepithelien vor; natürlich trägt in den mehrschichtigen Formationen nur die äußere Lage allein diesen Wimpernbesatz. Die Aufgabe dieser Flimmerepithelien scheint in der sorgfältigen Reinhaltung der Epitheloberfläche zu bestehen: jedes Staubkörnchen, jeder losgelöste Zellentrümmer wird von dem Wimperstrome erfaßt, mit ziemlich beträchtlicher Schnelligkeit davongetragen. Solcherlei Tätigkeit dürfen sie in den Nasenwegen, in der Luftröhre, den feinen Ästen der Luftwege und der Lunge, den Bronchien und Bronchiolen üben. Außerdem dienen sie auch zur Fortbewegung des Wassers, zur steten Erneuerung der umgebenden Flüssigkeit, z. B. an den zarten Kiemenblättern, wie sie bei den Muscheln vorkommen, auf der Haut der Strudelwürmer und vieler anderen wirbellosen Tiere, bei denen sie den Gaswechsel in dieser Weise fördern, und auch zur Erregung der Flüssigkeitsströmungen überhaupt. Man hat die Beobachtung gemacht, daß die fadenförmigen Samenzellen stets gegen den Strom schwimmen: die Flimmerepithelien, die man in den weiblichen Fortpflanzungsorganen, in Gebärmutter und Eileiter findet, dürften vielleicht in dieser Art den Spermien den Weg weisen. Nur in vereinzelten Fällen übernehmen sie die Ortsbewegung des gesamten Tierorganismus: bei der immerhin nur winzigen Ge- Flimmerepithel.

samtleistung vermögen sie nur kleine Schwimmwesen, Larven, im Wasser zu erheben und zu bewegen.

Geißelepithel.

Geißelepithelien, die auf jeder Zelle nur eine (oder ganz wenige) Haare tragen, sind in den Verdauungsorganen niederer Tierformen weit verbreitet, z. B. bei den Polypen. (Fig. 27.) Sie sind hier ersichtlich für die Aufnahme der Nährstoffe von Bedeutung. Zuweilen stehen die Geißeln wie in einem Kelche von einem kragenartigen Fortsatze des Elementes umgeben, wie in der Nährkammer der Schwammtiere: man nennt diese Formation das Kragengeißelepithel (Fig. 28). Fadenartige Geißeln entwickeln auch Epithelformen, bei denen schwerlich an die Bewegung von Flüssigkeiten gedacht werden kann: chemisch tätige, sekretorische Elemente z. B. in Drüsenzellen, sind mit solchen Geißeln ausgestattet, die man aber sich noch nicht bewegen hat sehen können. (Fig. 29.)

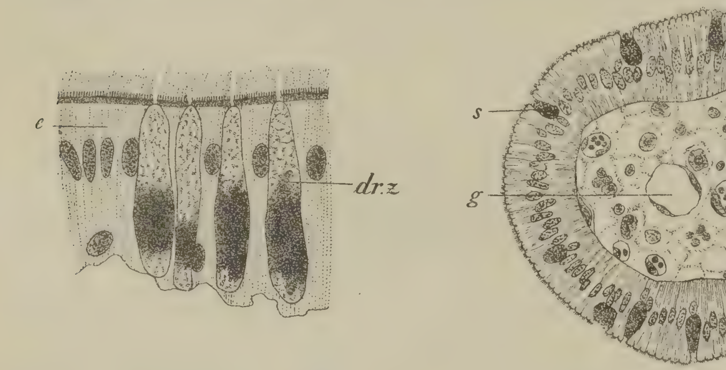


Fig. 30. Drüsenzellen (*drz*) im Epithel (*e*) des Darms vom Regenwurm. (Nach K. C. SCHNEIDER.)

Fig. 31. Querschnitt durch eine Darmzotte des Dünndarms vom Affen. In der Mitte die aus Bindegewebe (*b*) bestehende Zellmasse, mit Haargefäß-Durchschnitten (*g*). Die Achse umhüllt vom einschichtigen zylindrischen Epithel (*cg*), bedeckt mit dem Oberhäutchen der Cuticula (*c*). Zwischen den Zylinderzellen dunkle Becher- oder Schleimzellen (*s*). Kerne der Epithelzellen (*k*). (Nach R. KRAUSE.)

Die Hauptaufgabe der kubisch-zylindrischen Epithelgruppe liegt nach der chemischen Seite hin: sie sind so recht das Nährgewebe des Körpers. Sie sind es auch, die die zur „Ernährung" notwendigen chemischen und physikalischen Hilfsmittel bereiten: sie sind die eigentlichen Hauptdrüsenzellen des tierischen Organismus. Schon eine einzelne Zelle im Epithel kann, sofern sie ihre Stoffwechseltätigkeit in bestimmter einseitiger Art ausgestaltet, als „Drüse" funktionieren: das sind dann die einzelligen Drüsen, die bei tierischen Organismen sehr verbreitet sind. Man erkennt sie leicht an dem abweichenden Zelleninhalte, den Granula, die sie oft führen, den Sekreten, die sie im Protoplasma bereiten. (Fig. 30.) Häufig fallen sie schon durch ihre Form auf, wie z. B. die „Becherzellen" genannten Schleimproduzenten im Darmepithel (Fig. 31), die Kolbenzellen im Hautepithel vieler Fische, die verschiedenartigsten sezernierenden Oberhautelemente in der Epidermis wirbelloser Tiere. Sehr oft überschreiten sie auch die Grenzen des Epithels und wachsen tief in die Unterlage hinein. (Fig. 32.)

Drüsenepithel.

Bau der Drüsen.

Ausgiebigere Produktion aber wird nur dann möglich, wenn besondere Epithelialgewebe, ausschließlich oder ganz vorzugsweise, mit der Aufgabe, Stoffe chemisch herzustellen, betraut werden: das sind die mehrzelligen oder die

Drüsen im eigentlichen Sinne. Alle Übergänge sind hier verwirklicht: von der unmittelbaren Nachbarschaft des Drüschens zu seinem epithelialen Mutterboden bis zu einer so beträchtlichen Entfernung, daß jeder organische Zusammenhang ganz oder fast ganz aufgehoben erscheint. Mit der Ausschaltung aus dem Mutterboden, dem Epithelialverbande der Oberflächendecke, vollziehen sich in der Drüse Arbeitsteilungen, die zur Ausbildung zweier Abschnitte in der Drüse führen: beide sind ihrer Tätigkeit nach und ihrem geweblichen Aufbau sehr verschieden. Am besten erläutert der Entwicklungsgang einer Drüse diese Unterschiede. Allesamt entstehen die Drüsen durch Zellenvermehrung des Oberflächenepithels, das dann einen Buckel, eine Einsenkung in die Tiefe des darunter liegenden Gewebes bildet. Diese Epithelsprossen wachsen weiter, verästeln sich an ihren Enden und liefern so einen Epithelgewebekörper, der durch einen Zellenstrang von größerer oder geringerer Dicke mit der Oberfläche verbunden bleibt. Das ganze System ist entweder von Anfang an hohl oder höhlt sich jedenfalls später aus, so daß im Innern ein verzweigtes Kanalsystem entsteht. Der Kanal des Verbindungsstranges dient im wesentlichen zur Ausfuhr der gebildeten chemischen Produkte, seine Wand, der ursprüngliche Verbindungsstrang, beteiligt sich nicht wesentlich an der chemischen Absonderungstätigkeit. Das Epithel des Gewebekörpers hingegen widmet sich gänzlich dieser Aufgabe und entleert seine Abscheidungsstoffe in sein Kanalsystem hinein, mit dem sie sich oft durch besondere Schaltröhrchen in Verbindung setzen. Drüsen dieser Art heißen „offene Drüsen“, weil sie durch ihre Ausführungswege mit den Körperhohlräumen oder mit der Außenwelt in direkter offener Verbindung stehen. Bei anderen sehr wichtigen Drüsenformen bildet sich jener Verbindungsstrang mit dem Oberflächenepithel zurück oder er wird auch wohl gar nicht erst angelegt, die offene Kommunikation mit dem Hohlraume des Organismus oder mit der Haut des Körpers schwindet: diese Drüsenart heißt man „geschlossene Drüsen“ oder Drüsen ohne Ausführungsgang. Der Drüsenkörper besteht dann aus einzelnen hohlen Drüsenbläschen oder aus Balken und Strängen von Drüsenelementen. Sie bedienen sich als Exportweg der Blutgefäße oder der Lymphwege und mischen so ihre für die Existenz des Organismus sehr wichtigen Stoffe den Körpersäften direkt bei. Beispiele offener Drüsen sind die Mehrzahl der Verdauungsdrüsen der Tiere, die man als Speicheldrüsen, Mitteldarmdrüsen, Leber-, Bauchspeicheldrüse bezeichnet, die meisten drüsigen Abfallstoff-Ausscheidungsorgane, wie die Nieren oder Exkretionsdrüsen, die Hautdrüsen, ferner die Geschlechtsdrüsen, zumal die männlichen Keimorgane der tierischen Organismen. Geschlossene Drüsen sind im Reiche der Wirbeltiere z. B. die lebenswichtige Schilddrüse, die Nebenniere, die Unterhirndrüse.

Entwicklung der Drüsen.

Drüsen ohne Ausführungsgang.



Fig. 32. Einzellige Drüse oder Schleimzelle (*schlz*) aus der Oberhaut des Fußes einer Teichmuschel. (Nach K. C. SCHNEIDER.)

Formen der Drüsen.

Man hat in der Gewebelehre auf die Formen der Drüsenkanälchen für die Unterscheidung der Drüsenarten Wert gelegt und spricht so von traubenförmigen, von schlauchförmigen, von bläschenförmigen Drüsen. (Fig. 33.) Im Grunde sind indessen diese Differenzen mehr äußerlicher Art, es kommt auf das Produkt und dessen Bestimmung an, das diese chemischen Organe liefern. Bedeutsamer ist hingegen die Komplikation des Drüsenaufbaues. Unverzweigte Säckchen oder Schläuche bilden die einfachen, verzweigte und starkverästelte die höheren Formen, die zusammengesetzten Drüsen. Diese sind es, die die mächtigen Drüsengebilde, z. B. eine Leber, eine Niere aufbauen.

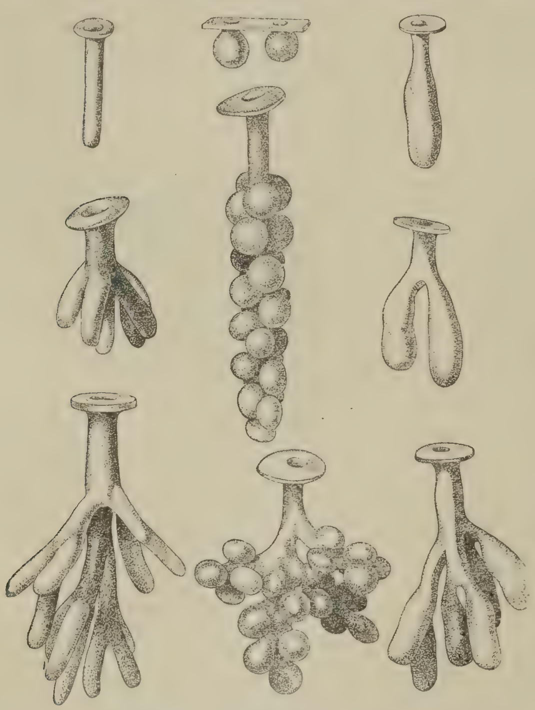


Fig. 33. Schemata von Drüsenformen. Die Drüsen sind plastisch mit einem Stück der Oberfläche dargestellt, auf der sie ausmünden. (Nach RAUBER-KOPSCH.)

Das Epithelialgewebe, das, zumal bei intensiverer Absonderungstätigkeit, einen höchst energischen Stoffwechsel zeigt, bedarf einer ausgiebigen Versorgung mit Nährsubstanzen, einer guten Durchtränkung mit den Nährflüssigkeiten des Körpers. Es ist eine sehr auffallende und wichtige Erscheinung, daß trotzdem niemals Blut unmittelbar in die Epithelialverbände eintritt: kein Epithel erhält Blutgefäße. Vielmehr ist die gesamte Zufuhr, Umfuhr und Abfuhr von Stoffen der Gewebeflüssigkeit überlassen, die zwischen den Zellen zirkuliert. Hierfür sind oft besondere Räumchen vorgesehen, die als haarfeine Spältchen und kleine Lücken zwischen den Epithelialelementen ausgespart erscheinen, wo sie zu dick und dicht aneinander liegen und unmittelbar von den Blutgefäßen der Unterlage her ernährt und versorgt werden. Zumeist aber treten die Blutgefäße dicht und unmittelbar an die Epithelialelemente heran, umspinnen und umspülen die sehr energisch tätigen Gewebe dieser Art direkt mit ihrem Flüssigkeitsstrom, so daß auf dem Wege der Diffusion oder Osmose allen Anforderungen an Zirkulation genügt werden kann. Diese Eigentümlichkeit der Epithelzellen bedingt es, daß kein Epithel, kein epitheliales Organ für sich allein organisch lebensfähig ist. Immer erscheint es und muß es verbunden bleiben mit einer Unterlage, einer Stütze, die für die Ernährung der Epithelelemente Sorge trägt.

Die Epithelien und alle aus Epithelien gefügten Formationen grenzen sich im allgemeinen scharf gegen die anderen Körpergewebe ab. Sie bilden zu diesem Zwecke an den Stellen, an denen sie mit Geweben anderer Art sich vereinen, feinste Membranen aus, die ihnen als Stütze oder Basis dienen. Man nennt

sie „Basalmembran“ oder Grenzmembran. Sie sind zwar oft nicht ganz deutlich darzustellen, mögen auch hier und da von Fasern oder Lücken durchbrochen werden und verschwinden können, aber in der Regel ist die gewebliche Grenze zwischen Epithelformationen und ihrer Umgebung recht scharf und deutlich, wenigstens bei den höheren Tieren. Eine undurchdringliche Schranke bilden die Grenzhäutchen indessen nicht. Sowohl in der Norm, als auch besonders bei krankhaften Verhältnissen werden die Grenzschichten durchgängig.

Grundsubstanzgewebe.

Die Grundsubstanzgewebe stehen zu den Epithelformationen in denkbar schärfstem Gegensatz durch die Entwicklung von Zwischensubstanzen, die die zelligen Elemente voneinander trennen. Grundsubstanzgewebe.

Zwar sind sie zuweilen in so geringer Menge vorhanden, daß auf diesen gestaltlichen Unterschied allein sich kein sicheres Kennzeichen gründen läßt: z. B. in einzelnen Knorpelarten oder im Fettgewebe oder im blasigen Stützgewebe pressen sich die Zellen oft ganz enge und dicht aneinander. Es fehlt indessen allen Grundsubstanzgeweben an der regelmäßigen Orientierung der Zellen, an der unterschiedlichen Ausbildung von zwei verschiedenen Seiten der Zelle, oder, wie man es nennt, an der „polaren Differenzierung“. Ein Epithelgewebe ist nach der Oberfläche hin oder nach der Seite der Blutgefäße grundsätzlich anders gestaltet, als nach der Seite seiner Unterlage, an seiner Basis. Beim Grundsubstanzgewebe ist das nicht der Fall, die Gewebe bilden in sich gleichartige Massen. Daß unter Umständen an einzelnen Stellen, z. B. an der Grenze zu anderen Geweben hin, epithelähnliche Formationen vorkommen können, d. h. eine regelmäßige Orientierung der Elemente, tut dem grundlegenden Unterschiede der Gewebe als solchem keinen Eintrag.

Als biologische Aufgabe übernehmen die Grundsubstanzgewebe vornehmlich die Stütztätigkeit im Organismus. Sie bilden die formerhaltenden Bausteine in der Architektur des Tierkörpers. Sie liefern ferner auch die Hüllbildungen um andere Organe, die Begrenzungen der einzelnen Baubestandteile gegeneinander. Sie sind es, denen der Zusammenhalt der einzelnen Organe, die Bindung der Teile zum Ganzen anvertraut ist. Ohne sie ist kein vielzelliger Tierorganismus denkbar, wenngleich auf den niedersten Stufen tierischer Organisation die Stützeinrichtungen aus Grundsubstanzgewebe zuweilen auf minimale Mengen beschränkt erscheinen (Stützlamelle der Polypen). Aufgaben der Grundsubstanzgewebe.

Mit dieser mechanischen Funktion ist aber ihr Tätigkeitsfeld nicht erschöpft. Die Zellen des Grundsubstanzgewebes können sich durch Stoffwechsel- und durch Bewegungsarbeit an wichtigen allgemeinen Körperfunktionen hervorragend beteiligen. So leisten die Elemente der Körperflüssigkeit, die Blut- und Lymphzellen, wichtige Dienste bei der Aufnahme und Abgabe der gasigen Stoffwechselprodukte. Sie führen den Geweben den Sauerstoff zu und entlasten sie von der gebildeten Kohlensäure. Andere Zellen führen durch die Tätigkeit ihres Protoplasmas sekretorische oder exkretorische Arbeiten aus. Sie bilden nach Art von Drüsenzellen in ihrem Körperinnern Stoffe, die sich oft in Körnchenform erkennen

lassen: solche Körnchenzellen, granulierte Zellen kommen ebenfalls in den Blut- und Lymphwegen der Wirbeltiere, aber auch bei den Gliedertieren als sogenannte Oenozyten vor. Die wichtigsten Reservestoffbehälter liefern ebenfalls Zellen des Grundsubstanzgewebes: Speicher für Kohlenhydrate, z. B. für Glykogen, und für Fette, z. B. für Körperfett und für Nervenölsubstanz oder Myelin.

Die Beschaffenheit der Grundsubstanzen ist im großen Reiche der Grundsubstanzgewebe überaus verschieden.

In ihrer Konsistenz schwankt sie von der Beweglichkeit einer vollkommenen Flüssigkeit, wie z. B. beim Blute und der Lymphe, die sich als verflüssigte Grundsubstanzen auffassen lassen, bis zur Härte des Knochens oder der Zähne. Beide Extreme sind durch alle Übergangsstufen miteinander verbunden.

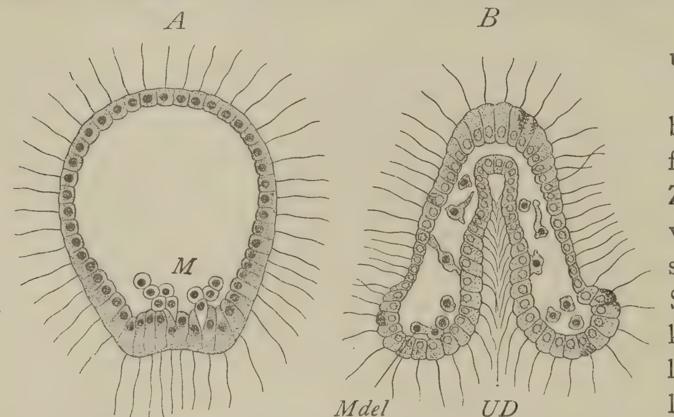


Fig. 34. Anlage des Stützgewebes bei einer Stachelhäuter-Larve: aus dem Epithelverbande der Keimblasenlarve (A) und Magendarmlarve (B) wandern Zellen in eine gallertige Grundsubstanz (*a*) ein (*Mdel*). (Nach SELENKA aus WEISMANN.)

Gallertgewebe.

Die einfachste und ursprünglichste Art von Grundsubstanzgewebe besitzt eine sehr weiche, fast flüssig-schleimige Zwischensubstanz, etwa von der Konsistenz einer sehr weichen Gallerte. Solches Gallertgewebe kommt bei den Keimlingen der Tiere als Uranlage aller Grundsubstanzgewebe zur Anlage: in die Gallerte, die von den Zellen abgeschieden wurde, wandern Zellen aus dem Epithelialverbande der Keimblätter hinein. (Fig. 34.) Diese Elemente sind oft verästelt und hängen mit ihren Ausläufern untereinander zusammen. Bei niederen Tieren, bei Geweben von hohem Wassergehalt ist diese Gewebeformation recht verbreitet (Schwämme, Medusen, Würmer). (Fig. 35.) Bei erwachsenen höheren Tieren kommt eine Art Gallertgewebe nur im Glaskörper des Auges vor: dieser besteht aus einem dichten Gewirr feinster Fäserchen, die aber in der übergroßen Masse von Gewebeflüssigkeit so verschwinden, daß sie erst vor kurzer Zei entdeckt worden sind.

Das echte Gallertgewebe kann als typischer Vertreter der Grundgewebe mit gleichartiger oder homogener Zwischenzellsubstanz gelten, in der keinerlei Struktur wahrnehmbar oder überhaupt vorhanden ist. Hierhin gehört die überaus seltsame Grundsubstanz in dem Mantel der Seescheiden und der übrigen Manteltiere, in der als einziger Ort im gesamten Tierreich die für die Pflanze sonst charakteristische Zellulose vorkommt. Solche Grundmasse existiert, wenn auch in oft nur sehr spärlichem Maße, auch dort, wo noch andere Zwischenzellengebilde das Gewebe mit aufbauen helfen. So betten sich in sie die Hornfasern der Schwämme ein, die diesem festen aber elastischen, nach Abtötung aller zelligen Bestandteile übrig bleibenden Filzwerke ihrer Zwischensubstanz die Verwendung im Hausgebrauche verdanken. Auch andere, härtere Skelett-

teilchen z. B. Kieselnadeln und Kalkkörperchen, die von den Zellen der Grundmasse abgeschieden werden, gesellen sich bei den Stachelhäutern und Kalkschwämmen, sowie bei den Kieselschwämmen der homogenen Grundsubstanz zu.

Als Grundsubstanzgewebe mit flüssiger Interzellularmasse können die Körperflüssigkeiten betrachtet werden. Bei den niederen Tieren strömt im Körperinnern frei zwischen den Geweben eine Flüssigkeit von wässriger Beschaffenheit, die Eiweißstoffe gelöst und nur relativ wenig zellige Elemente aufgeschwemmt enthält. Diese Zellen können sich zumeist frei bewegen, nach Art eines Wechseltierchens, einer Amöbe. Sie können sich im Zwischengewebe festsetzen, dem sie auch zumeist entstammen, und auch wieder auswandern und sich der Zirkulation beimischen. Die Flüssigkeit, mit dem schlechten Namen Plasma bezeichnet, besorgt hier die Verteilung der gasigen und flüssigen Nährstoffe, die Abfuhr der gelösten und gasförmigen Stoffwechselprodukte. Auf hohen Stufen der Lebewelt gewinnt sie unter Umständen eine abweichende chemische Beschaffenheit: Substanzen, die ihrer chemisch-physikalischen Eigenschaft nach besonders befähigt sind, als Sauerstoffüberträger zu wirken, treten auf, zumeist als gefärbte Stoffe, als grünliche, bläuliche oder rötliche ,,Blutfarbstoffe", wie jene bei den Krebstieren, diese bei den Würmern vorkommen. Die freie Zirkulation weicht bei den höheren Tierarten einer Umfuhr innerhalb besonderer Röhrensysteme, der Blutgefäße, deren Rohrnetz zunächst noch nicht kontinuierlich, später aber mit Ausnahme geringfügiger Unterbrechungen einheitlich in sich gegen die Körpergewebe abgeschlossen erscheint. An einigen oder an einer Stelle entwickelt sich ein Motor, das Herz. Die zelligen Bestandteile der Blutflüssigkeiten übernehmen bei dem ,,Blute" im strengen Wortsinne die Ausbildung der Gaswechselstoffe und damit die Leistung der Gasumfuhr im Körper, während dem Blutplasma wohl zum größten Teile die Umfuhr der übrigen flüssigen Nährstoffe zufällt. Die zellulären Blutgebilde gewinnen damit die lebenswichtigste Bedeutung im Tierkörper. Man bezeichnet sie nach der Farbe des Blutes her, die sie bedingen, als die ,,roten" Blutkörperchen oder die ,,Erythrozyten", wenngleich sie für sich allein betrachtet, nur eine gelblich-grüne Farbe aufweisen. Im Blute, auch der Wirbeltiere, fehlen indessen die schon in der Körperflüssigkeit der Wirbellosen vorhandenen beweglichen Elemente nicht: sie sind farblos und ganz durchsichtig und tragen den schlechten Namen der ,,weißen", besser der ,,farblosen" Blutelemente. Sie kommen in

Körperflüssigkeiten.

Blutfarbstoffe.

Blutzellen.



Fig. 35. Gallertgewebe von einem Kieselschwamm. Verästelte Zellen (z), mit ihren Ausläufern oft zusammenhängend, durchziehen eine gallertige Grundsubstanz. *eiz* = eine Eizelle. (Nach K. C. Schneider.)

recht verschiedenen Modifikationen vor, sind in der Lymphe allein vorhanden und ihre vorwiegend chemische Tätigkeit kommt oft durch die Verschiedenartigkeit der Körnchen oder Granula in ihrem Zellenleibe zum Ausdruck. (Fig. 36.)

Farblose Blutzellen.

Allesamt besitzen sie einen Kern, teils von der gewöhnlichen rundlichen Gestalt, teils auch von sehr bizarrer, wurst- oder brockenartiger Form. Sie vermehren sich zuweilen im strömenden Blute durch Teilung, ihrer Hauptmasse nach aber stammen sie ebenso wie die Erythrozyten, aus besonderen Brutstätten, den „lymphoiden" oder „adenoiden" Organen des Tierkörpers, den Lymphknoten, der inneren Brustdrüse oder Thymus einerseits, dem Knochenmark, der Milz andererseits, oder noch anderen Organen.

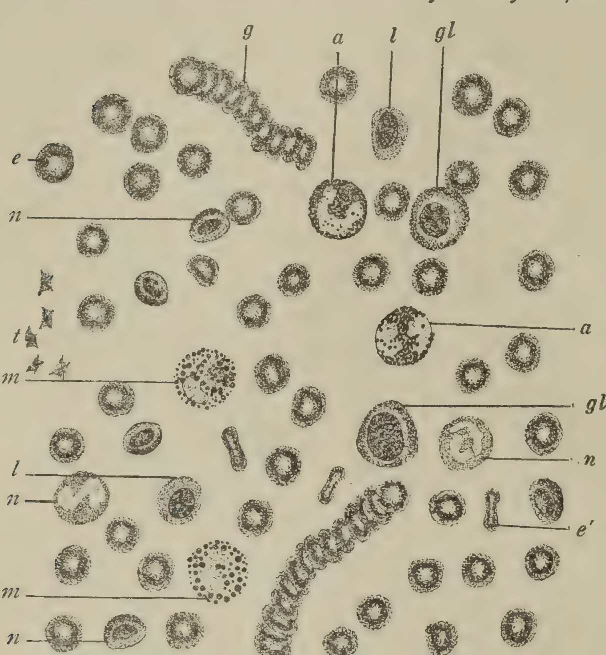


Fig. 36. Zellenformen des Blutes vom Menschen: *e*, *e′* rote Blutkörperchen oder Erythrozyten, von der Fläche und von der Kante gesehen, in der Gestalt bikonkaver Scheibchen, *n* dieselben in ihrer natürlichen Napfform. Bei *g* sind sie zu den sogenannten Geldrollen aufgereiht. *n*, *m*, *a*, *gl*, *l*: verschiedene Formen der farblosen Blutzellen: *n* eine feinkörnige (neutrophile), *m* eine grobkörnige (barophile), *a* eine grobkörnige (acidophile) Zelle, alle drei mit Körncheneinschlüssen verschiedener Farbreaktion (Leukozyten), *l* und *gl* kleine und große ungekörnte Zellenformen (Lymphozyten). *t* Blutplättchen oder Thrombozyten. (Teilweise nach SZYMONOWICZ-KRAUSE, RAUBER-KOPSCH und R. KRAUSE.)

Rote Blutzellen.

Die roten Blutzellen haben bei den Säugetieren und daher auch bei den Menschen die ganz besondere Eigenart, frühzeitig nach ihrer Entstehung den Kern zu verlieren, den sie bei allen übrigen Wirbeltieren besitzen. Sie bestehen nur noch aus einer Hülle, aus einem feinen Schaumwerk, das den Zellenleib durchzieht, und dem roten Blutfarbstoff oder „Hämoglobin", das in den Schaummaschen aufgesaugt ist.

Ihre Größe schwankt etwas, im Durchschnitt beträgt sie etwa sieben Tausendstel Millimeter. Ihre Zahl beträgt in der Norm beim Manne etwa 5 Millionen, beim Weibe $4^1/_2$ Millionen im Kubikmillimeter Blut. Geringe Zahl der roten Blutkörperchen oder unzulänglicher Hämoglobingehalt läßt das Blut dünn, bleich oder wässrig erscheinen und stellt zusammen mit der Vermehrung der farblosen Blutelemente schwere Störungen des tierischen oder menschlichen Organismus dar. Zu den farblosen Blutzellen gehören die kleinsten Bauelemente des Körpers, die „Blutplättchen" mit ihren zwei bis drei Tausendstel großen Zellkörpern. Sie scheinen bei der Gerinnung des Blutes eine bedeutsame Rolle zu spielen. Als körperliche Blutbestandteile nichtzelliger Natur kommen noch feinste Fetttröpfchen und die Blutstäubchen in Betracht, deren Wesen noch nicht genügend erkannt ist.

Blutplättchen.

Die wichtigste und verbreitetste Interzellularsubstanz, die von Zellen hergestellt oder später auch auf eigene Kosten wachsend und sich vermehrend, in die weiche Grundmasse eingeschlossen wird, sind fasrige Gebilde: das Fasergewebe oder fasrige Grundsubstanzgewebe beherrscht im allgemeinen im weitaus größten Umfange die Architektonik der Stützeinrichtungen. Sie durchziehen die zarte Schleimgallerte der Medusen ebenso wie das Elfenbein des Elefantenzahnes, sie übertragen als derbste und widerstandsfähigste Bänder und Seile den Muskelzug auf die Knochen des Skeletts ebenso wie sie als feinstes und weichstes Polster Hirn und Rückenmark umhüllen. Fasern des verschiedensten Kalibers, der abweichendsten Verbindungsweise, der differentesten chemischen Natur kommen hier zur Ausbildung und Verwendung. Bindefasern.

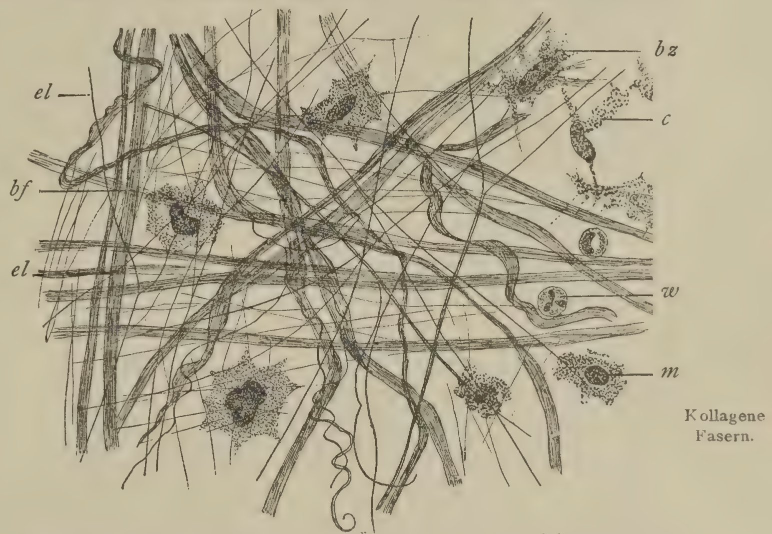


Fig. 37. Lockeres Bindegewebe von der Ratte. Breite Bündelchen kollagener Fibrillen (*kf*) durchkreuzen sich, untermischt mit feinen, sich verzweigenden elastischen Fasern (*el*); in dem Fasergewirr liegen Zellen mit zarten, feinen Körpern, die gewöhnlichen Bindegewebezellen (*bz*), daneben Zellen mit besonderen Körncheneinschlüssen, Mastzellen (*m*) und Clasmatozyten (*c*) oder Zerfallzellen, die sich zerschnüren und wieder neu bilden können. Außerdem liegen Wanderzellen (*w*) im Gewebe. (Nach RAUBER-KOPSCH.)

Man trennt die Fasern nach der chemischen Seite hin in solche, die beim Kochen Leim geben: die kollagenen Fasern. Feinste Fibrillen, zu Bündelchen gröberer und feinerer Art geordnet, bilden das typische Bindegewebe der Wirbeltiere und vieler Wirbelloser. Durchflechten sie sich locker, in allen Richtungen des Raumes durcheinandergewoben, so entsteht das ,,lockere" Bindegewebe (Fig. 37); ordnen sie sich straff und parallel fest nebeneinander, so bilden sie als ,,geformtes" Bindegewebe die festen Sehnen (Fig. 38), in Lamellen zusammengepreßt die harte, äußere, weiche Augenhaut, die den Augapfel umhüllt. Kollagene Fasern.

Bindefasern anderer chemischer Beschaffenheit sind die elastischen Fasern, die als feinste netzförmig verbundene Fibrillen sich dem gewöhnlichen Bindegewebe, z. B. dem leichtverschieblichen Unterhautgewebe beimischen, an anderen Stellen des Organismus aber sehr dicke derbe Stäbe ausbilden können. Das gewaltige Gewicht eines Säugetierkopfes — man denke an den eines Elefanten oder Rhinozeros — wird wesentlich mitgetragen von dem mächtigen Nackenbande, das fast ganz aus elastischen Fasern besteht. Diese elastischen Massen stechen durch ihr fahlgelbes Aussehen von dem blau-weißen Atlasglanze der kollagenen Bildungen sehr stark ab. In den Blutgefäßen, besonders den großen Schlagadern, die, bei jedem Herzschlage durch die Pulsblut- Elastische Fasern.

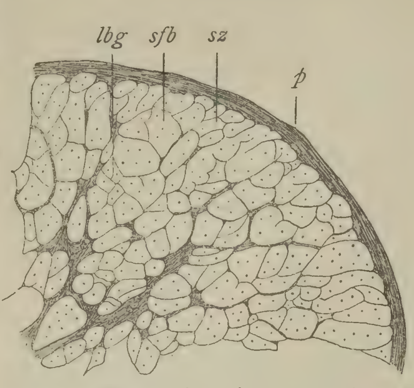


Fig. 38. Stück des Querschnittes einer Sehne vom Menschen. Von einer Sehnenhüllhaut (Peritenonium, *p*) umschlossen, liegen eng nebeneinander die Bündel von Sehnenfasern (*sfb*) mit den Sehnenzellen (*sz*), in Bündel zusammengefaßt und geordnet durch feine Scheidewände von lockerem Bindegewebe (*lbg*). (Nach Stöhr.)

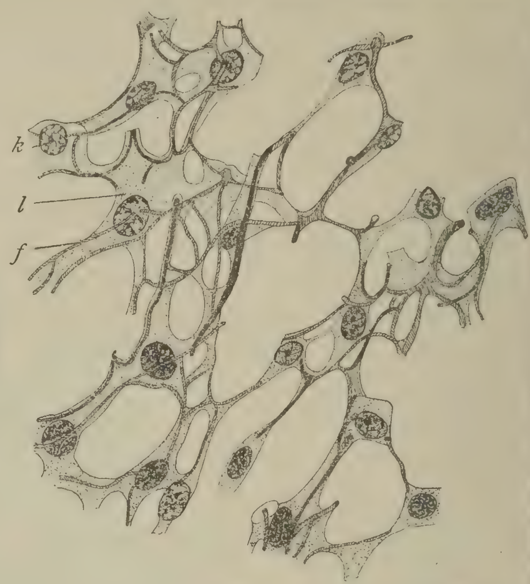


Fig. 40. Retikuläres Fasergewebe aus dem Lymphknoten einer Katze. In dem Plasmaleibe (*l*) der Zellen liegen die Kerne (*k*) und die Fasern (*f*). Die Lymphkörperchen, die die Maschen des Netzes dicht erfüllen und das Netz selbst fast ganz verdecken, sind entfernt. (Nach Heidenhain.)

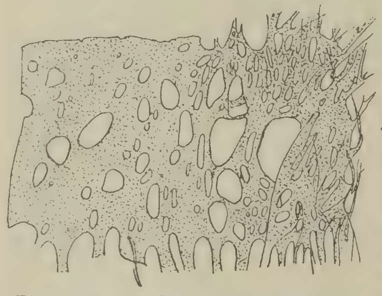


Fig. 39. Eine gefensterte Membran von der Herzinnenhaut des Menschen aus elastischen Netzen gebildet. (Nach Stöhr.)



Fig. 42. Schnitt durch den Glasknorpel oder hyalinen Knorpel vom Kehlkopf der Katze. In der glasartig durchsichtigen, homogenen Grundsubstanz (*g*) liegen in Gruppen die Knorpelzellen (*z*) in den Knorpelhöhlen (*h*), die von etwas andersartig beschaffener Grundsubstanz, der Knorpelkapsel (*k*), umschlossen werden. (Nach Szymonowicz-Krause.)

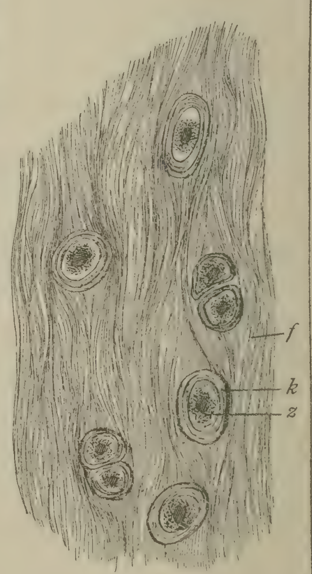


Fig. 43. Schnitt durch Faserknorpel aus der Zwischenwirbelbandscheibe vom Menschen. Im fibrillären Gewebe (*f*) liegen die Knorpelgrundsubstanz (*k*) um die Knorpelzellen (*z*) herum. (Nach Rauber-Kopsch.)

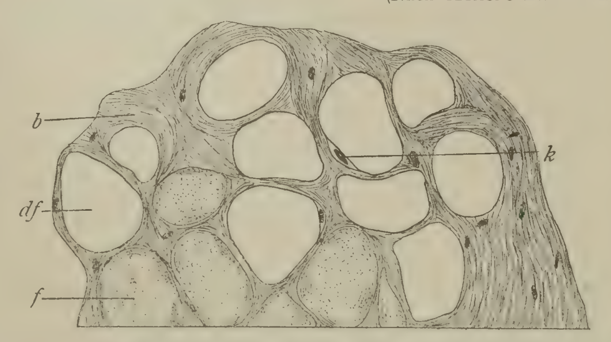


Fig. 41. Schnitt durch Fettgewebe vom Menschen. Die Fett- oder Ölzellen sind zum Teil (*df*) mitten durchschnitten, zum Teil nur tangential angeschnitten (*f*). *k* = Kern einer Fettzelle, *b* = lockeres Bindegewebe zwischen den Fettzellen. (Nach Rauber-Kopsch.)

welle ausgedehnt, stets wieder zu ihrem ursprünglichen Kaliber zurückkehren, sind solche elastischen Netze zu großen elastischen Platten, den sogenannten gefensterten Häuten (Fig. 39), ausgestaltet: die Netzmaschen sind klein und unscheinbar, zu den Fenstern, die Netzfasern zu breiten Strängen geworden, die die Löcher umsäumen.

Retikuläres Gewebe.

Eine besondere Stelle nehmen die Netzfasern oder das retikuläre Fasergewebe (Fig. 40) im Körper der höheren Tiere ein. Sie entstehen aus Zellen, die netzförmig miteinander in Verbindung stehen, später aber schwinden, so daß nur ein feines, dichtes Schwammwerk übrig bleibt. Diese Form des Stützgewebes beschränkt sich auf die überaus wichtigen Organe des Blutlymphgewebes, das man als lymphoide oder als adenoide Substanz bezeichnet, und die die Lymphknoten, die Milz, das Knochenmark und noch andere Teile des Blut und Lymphe liefernden Organsystems aufbaut. Sein wichtigster Bestandteil sind die kleinen Zellen, die in ungeheurer Zahl die Maschenräume des Netzes erfüllen, dieses selbst ganz verdecken und denen die eigentliche Leistung zufällt, die Körpersäfte mit zelligen Bestandteilen zu versorgen.

Lymphoides Gewebe.

Bindezellen.

Spielen im retikulären Fasergewebe die zelligen Baubestandteile die Hauptrolle, so fehlen sie doch auch den übrigen Fasergeweben keineswegs: überall, auch im derbsten und straffsten Bindegewebe, im lockeren, im gallertartig-fasrigen Bindegewebe liegen teils bewegliche, teils feste oder ,,fixe" Zellenelemente. In einigen Gewebeformen z. B. im Fettgewebe und im Pigmentgewebe drängen besonders gestaltete, mit eigenartiger Leistung betraute Zellensorten die übrigen Gewebeteile weit in den Hintergrund. Die großen glänzenden Ölzellen (Fig. 41) des Fettgewebes, das sich in Trauben oder Strängen, oft längs der Blutgefäße, ansiedelt, pressen sich oft derart eng aneinander, daß von den Gerüstbestandteilen fast gar nichts mehr zu sehen ist.

Fettgewebe.

Knorpelgewebe.

Die Fasergewebe werden nicht selten durch Einlagerung von anderen Substanzen ihres ursprünglichen Charakters nach Aussehen und Leistung mehr oder weniger entkleidet. Zuweilen ist der fasrige Grundbau noch wohl erkennbar. Beim Lanzettfischchen kann man in Kiemenstäben und in den Tentakeln weiche Gebilde vorfinden, die aus veränderten Bindefibrillen eng zusammengepreßt aufgebaut werden. In anderen Fällen maskieren chemische Substanzen, die durch die Tätigkeit der Zellen, durch Umbildung ihrer Leibessubstanz entstehen, die fibrilläre Zusammensetzung der Grundsubstanz, z. B. im Knorpelgewebe. Eine besondere Masse, Knorpelschleim oder Chondromukoid genannt, verleiht der gesamten Grundsubstanz einen durchaus homogenen glasigen oder ,,hyalinen" Charakter. (Fig. 42.) Die Zellen, bei den Tintenfischen sternförmig, bei den Wirbellosen rundlich, liegen in Höhlen der Knorpelgrundsubstanz, die sie gänzlich erfüllen und enthalten Fett und Glycogen. Die Knorpelhöhle unmittelbar umschließt eine festere, dichtere Substanz, die Knorpelkapsel. Zwischen den Knorpelkapseln erstreckt sich die Hauptmasse des Knorpelgewebes als einheitliche Masse. Der Knorpel dient mit seiner sehr elastischen fest-weichen Konsistenz als Überzug der in einem Gelenke zusammengefügten Knochenenden; der Kehlkopf, die Luftröhrenwege, die Rippenenden setzen sich aus

solchem Gewebe zusammen. Bei niederen Tieren und bei den Jugendstadien der höheren beteiligt er sich in hervorragendem Maße am Aufbau des Skeletts. Die Knorpelfische, die Haie und Rochen, die Tintenfische benutzen gar keine andere Skelettsubstanz als den Knorpel. Die aus Knorpelgewebe gebildeten Organstücke entbehren der Blutgefäße. Ihre Ernährung scheinen sie auf dem Wege der Saftzirkulation zu besorgen, von deren geweblicher Anordnung aber sicheres noch nicht bekannt ist. Abgegrenzt und zu Stücken bestimmter Form ausgestaltet werden die Knorpelpartien durch eine besondere Haut aus derberem Bindegewebe, die Knorpeloberhaut oder das Perichondrium.

Knorpeloberhaut.

Das Knorpelgewebe durchmischt sich in einigen Abarten mit unmaskierten Fasergebilden aus der Fasergewebegruppe. So lagert der elastische Knorpel oder Netzknorpel elastische Fasernetze in seine hyaline Grundsubstanz an, z. B. am Ohrknorpel; so durchwachsen gewöhnliche nicht maskierte kollagene Fasern den Bindegewebeknorpel oder Faserknorpel (Fig. 43) schlechthin, wie er an Stellen entsteht, wo Bindegewebe und Knorpel aneinandergrenzen und sich durchdringen, an Sehnen- und Bänderansätzen am Knorpel, an den Bandscheiben, die die Wirbel zur Wirbelsäule zusammenfügen.



Fig. 44. Unterkieferknochen vom Menschen. Knochenhöhlen oder Knochenlakunen mit ihren Fortsätzen, den Knochenkanälchen (*k*), in verschiedenen Ansichten: *lf* von der Fläche, *lq* im Querschnitt, *ll* im Längsschnitt, eingebettet in die Knochengrundsubstanz (*g*). (Verändert nach STÖHR.)

Knochen- und Zahnbeingewebe.

Fasrigen Aufbau der Zwischenzellsubstanz mit weitgehenden chemischen Umwandlungen weist das wichtigste Skelettgewebe der Wirbeltiere, das Knochengewebe, auf, an dessen Bauplan sich die Zahnbeinsubstanz enge anschließt. Beide Hartgewebe bestehen ihrer Hauptmasse nach aus straff nebeneinanderliegenden, in bestimmten Richtungen verlaufenden, leimgebenden Fasern, die durch eine Zwischenfibrillenmasse, eine Kittsubstanz, zu einer einheitlichen Grundmasse verbunden erscheinen. Sie verdankt ihre besonderen physikalischen Eigenschaften, ihre Festigkeit und Härte, der Einlagerung von Kalksalzen, der Knochenerde, die im wesentlichen aus kohlensaurem und aus phosphorsaurem Kalk besteht. Man kann diese Knochensalze durch Glühen der Knochen, das sogenannte Kalzinieren, für sich allein darstellen, dabei wird alle organische Substanz zerstört, die Form der Knochen aber im wesentlichen erhalten: nur sind diese kalzinierten Knochen ganz bröckelig und brüchig und zerfallen bei unsanfter Berührung zu einem Knochenpulver. Es fehlt eben in dem geglühten Knochengewebe die organische Grundsubstanz, die dem ganzen Gefüge Festigkeit und Zusammenhalt verleiht. Auch diese Grundsubstanz, Ossein genannt, läßt sich rein erhalten; man kann dem Knochengewebe durch Einwirkung von starken Säuren, z. B. von Salzsäure oder Salpetersäure, die Kalksalze entziehen, ein Verfahren, dessen man sich sehr häufig mit Nutzen für die Untersuchung des Knochengewebes im gesunden und kranken Zustande bedienen kann. Bei diesem Prozesse der „Entkalkung" bleibt eine biegsame weiche Masse übrig, der fälschlich sogenannte Knochenknorpel, auch wieder genau in

Knochengrundsubstanz.

Knochenknorpel.

der Form des ursprünglich verwandten Knochens. Nur kann man diesen entkalkten Knochen mit dem Messer schneiden, man kann z. B. ein menschliches Oberarmbein zu einem Ringe zusammenbiegen und ihm nachher wieder seine ursprüngliche Gestalt zurückgeben. Ossein und natürlich auch der ganze Knochen liefert, wie alle Bindefasergewebe, beim Kochen Leim, den bekannten Knochenleim.

Zu dem geweblichen Aufbau des Knochens gehören außer den Knochenfibrillen und der Kittsubstanz noch die Knochenzellen. (Fig. 44.) Sie liegen in der verkalkten Grundmasse in platten, etwa linsenförmigen Hohlräumchen — den Knochenhöhlen — und entsenden von ihrem Umfange ausstrahlenförmig zarte Ausläufer in feinste Kanälchen hinein, die vom Rande der Knochenhöhlen ausgehen und die einzelnen Hohlräume miteinander in Verbindung setzen. Dieses System der „Canaliculi" und „Lacunae ossium", der Knochenkanälchen und Knochenhöhlchen, bietet auf einem Dünnschliffe durch einen Knochen ein überaus zierliches Gefüge dar: solches einfaches Knochengewebe findet sich z. B. am Zahn unterhalb der Zahnkrone, als sogenanntes Zahnzement. Knochenzellen.

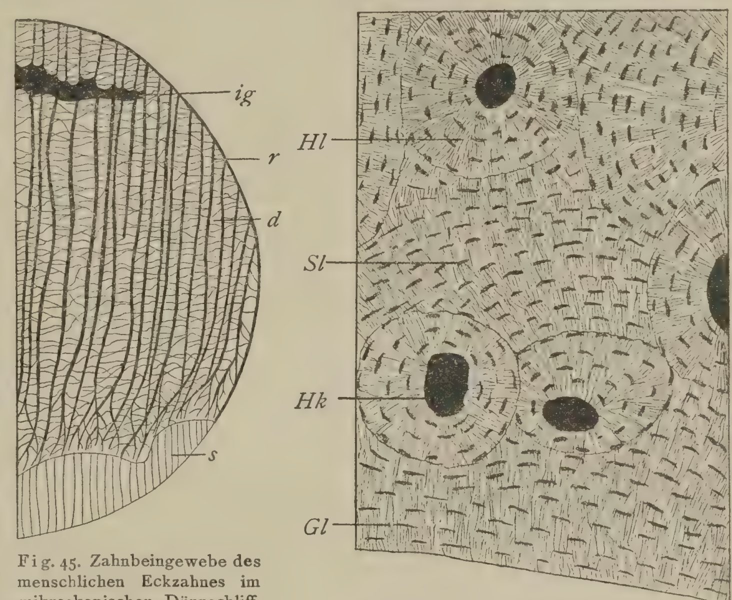


Fig. 45. Zahnbeingewebe des menschlichen Eckzahnes im mikroskopischen Dünnschliff. Zahnbeinröhrchen (*r*) durchziehen die Grundsubstanz, das Dentin (*d*), und enden nahe dem Schmelz (*s*) mit feinsten Ausläufern. Ein unverkalkter Hohlraum (Interglobularraum *ig*) ist zum Teil angeschliffen. (Nach Szymonowicz-Krause.)

Fig. 46. Teil eines Querschliffes eines menschlichen Mittelfußknochens: Haversschen Knochensäulchen (*Hl*), die Haversschen Kanäle (*Hk*), konzentrisch mit ihren Lamellen umschichtend; Grundlamellenschichten (*Gl*), dem Umfange der Knochenhöhle entsprechend geschichtet; Schaltlamellen (*Sl*), die Zwischenräume ausfüllend. (Nach Szymonowicz-Krause.)

Im Zahnbeingewebe (Fig. 45), aus dem — abgesehen vom Schmelzüberzug — die Krone und die gesamte Zahnwurzel sich aufbaut, fehlen die Zellen und die Zellenräume; Fibrillen, Kittsubstanz und Verkalkung verhalten sich genau wie im Knochengewebe. Nur ist das Zahnbeingewebe von feinen Röhrchen, den Zahnbeinröhrchen, durchzogen, in die von Zellen an der Oberfläche der Wurzelhöhle her Fasern, die Zahnbeinfasern, eintreten. Unter der äußeren Zahnoberfläche bleiben einzelne Stellen des Zahnbeingewebes unverkalkt, die sich auf dem Dünnschliff durch einen Zahn als Hohlräume (*ig*) abzeichnen. Zahnbeingewebe.

Zahnbein- und Knochengewebe passen sich in überaus interessanter Weise den mechanischen Aufgaben an, die sie beim Aufbau der aus ihnen bestehenden Organe im Körper zu erfüllen haben.

Bau der Hartgewebe.

Die Knochen sind, vom Standpunkte der Leistung betrachtet, Organe, die auf Zug und Druck beansprucht werden. Das Knochengewebe fügt sich, um einen Knochen aufzubauen, zu einzelnen Säulen zusammen, deren Seele ein Blutgefäß bildet. Dieses Blutgefäß verläuft im zentralen Kanal der Säule, der nach ihrem ersten genauen Untersucher Haversscher Kanal genannt wird. (Fig. 46.) Um diesen Kanal herum schichten sich Knochengewebelamellen konzentrisch auf. Zwischen zwei Lamellen schiebt sich je eine Lage von Knochenzellen ein. In jeder Lamelle ziehen alle Knochenfibrillen parallel miteinander dahin, und zwar ringelt sich der Faserverlauf in jeder Schicht schraubenförmig um die Achse des ganzen Systems, die Schraubengänge aber laufen in je zwei Nachbarschichten abwechselnd in der einen rechts herum, und in der nächsten links herum usf. Diesen Fibrillenverlauf kann man außerordentlich leicht bei der Anwendung des polarisierten Lichtes studieren, da die Bindegewebsfibrillen das Licht doppelt brechen und zwar in verschiedener Weise, je nachdem die Lichtstrahlen sie längs oder quer oder schief treffen. Bei Knochenteilen, die starkem Zug ausgesetzt sind, stehen die Fibrillenverläufe in zwei Nachbarlamellen sehr schief zueinander. Denkt man sich einen solchen Zug wirksam, so pressen sich rechts und links, also im entgegengesetzten Sinne gewundene Schrauben enge aneinander und verleihen der ganzen Lamellensäule eine hohe Zugfestigkeit. Bei Knochenteilen, die einen starken Druck aushalten müssen, laufen die Knochenfibrillen in Nachbarlamellen fast ganz parallel und werden dadurch um so fester aneinandergepreßt. Ändert sich bei einem geheilten Knochenbruch, z. B. die mechanische Beanspruchung eines Knochens, so baut sich in überraschend kurzer Zeit das Knochengewebe innerlich entsprechend der Neuverteilung der Aufgaben um. Der Knochen, dieses feste und derbe Organ, dem man ohne weiteres nur einen geringen Anteil an den lebendigen Tätigkeiten des Organismus zuschreiben möchte, ist in Wirklichkeit eins der regsamsten Gewebe im gesamten Tierorganismus.

Die Zwischenräume dieser Haversschen Säulensysteme werden durch unvollkommen ausgestaltete Lamellensäulchen, die Schaltlamellensysteme, ausgefüllt, und an der äußeren und inneren Oberfläche des Knochens laufen des weiteren konzentrisch geschichtete Lamellenreihen, die der äußeren und inneren Fläche parallel gehen, und die die Gesamtmasse der inneren Knochenlamellen zwischen sich fassen.

Das Muskelgewebe.

Muskelgewebe.

Das Bewegungsgewebe, in dessen Gefüge sich alle Elemente vereinigen, die mit kontraktilen, der Zusammenziehung fähigen Fäserchen ausgerüstet sind, kommt in zwei verschiedenen Ausgestaltungen von abweichendem Aussehen und von differenter Leistung im Organismus vor, je nachdem sich glatte oder quergestreifte Muskelelemente zum Gewebeverband verbinden.

Das glatte Muskelgewebe wird bei den wirbellosen Tieren in weiter Verbreitung angetroffen, bei den Wirbeltieren beherrscht es die Bewegungen der Eingeweide, der Gefäße, im großen ganzen der Innenorgane des Tierkörpers; es

trug daher früher auch den Namen der organischen Muskulatur. Sie ist dem Einfluß des Willens entzogen: niemand vermag den Darm oder den Magen oder eine Schlagader willkürlich zu bewegen oder in der Bewegung zu hemmen. Das quergestreifte Muskelgewebe wird indessen im wesentlichen für den Aufbau der Skelettmuskeln verwandt, die dem Willensantriebe gehorchen. Es vermag sich rasch zu kontrahieren und wieder auszudehnen, während die glatte Muskelsubstanz eine langsamere, aber sehr energische und kräftige Zusammenziehung ausführt. Eine besondere Stellung nimmt das Gewebe des Herzmuskels ein, das sich zwar aus quergestreifter Substanz aufbaut und energische Kontraktionen leistet, aber doch der Willkür nicht unterworfen ist und auch in seiner Architektonik wichtige Abweichungen von dem Skelettmuskel aufweist.

Glattes Muskelgewebe

Das glatte Muskelgewebe ist meist in der Form von Lamellen ausgebildet, die sich sehr häufig zu Hohlkörpern von rohrförmiger oder blasenförmiger Gestalt ordnen. In diesen Schichten liegen die glatten Muskelelemente alle gleichgerichtet, nur benachbarte Lagen weisen in der Regel einen verschiedenen Faserverlauf auf. Entweder folgen sie dabei der Längsachse oder sie stehen senkrecht zu ihr. An einzelnen Stellen verdicken sich die Lamellen zu mächtigen Ringen: diese Ringmuskeln schließen dann die Lichtung der Hohlorgane fest und undurchgänglich ab, es sind die wahren Schließmuskeln für Hohlräume, wie man sie am Magen- und am Blasenausgange und an vielen anderen Schlußstellen findet. In anderen Fällen werden zu bestimmten Leistungen Zugstränge oder Balken glatter Muskelsubstanz ausgebildet, oder solide Körper aus Muskelgewebe, wie z. B. der Kriechfuß der Schnecken einen solchen darstellt.

Bau des glatten Muskelgewebes.

Die Innenarchitektur des glatten Muskelgewebes ist recht einfach (Fig. 47). Die einzelnen kontraktilen Faserzellen legen sich dicht und enge zusammen und haften sowohl der Quere wie der Länge nach überaus fest aneinander: um sie aus ihrem Verbande zu lösen, bedarf es schon sehr kräftiger Einwirkungen, starker Kalilauge oder ähnlich wirkender Mittel. Die Verbindung wird durch ein feines und überaus reichliches Bindegewebegerüst hergestellt, das die einzelnen Faserzellen umscheidet und der Quere nach verbindet. Bei dem glatten Muskelgewebe der Wirbellosen, z. B. der Weichtiere, der Würmer ist die Zusammenfügung der Elemente vielfach noch eine epithelähnliche, wie denn auch der nicht fibrilläre Zelleibanteil gemeinhin eine weit stärkere Rolle in diesen Muskelzellen spielt (Fig. 48). Diese Anordnung führt auf die einfachsten Formen kontraktiler Ausgestaltung von Zellen zurück, auf die Epithelmuskelzellen, die im Deckgewebe, wie im Nährgewebe vorkommen können. Bei den Polypen und Medusen z. B. werden im Epithel am basalen Zellenende eine oder einige wenige kontraktile glatte Fibrillen ausgebildet, die dann im Niveau der unteren Zellenfläche eine Lage kontraktilen Fasergewebes erzeugen. (Fig. 49.)

Epithelmuskelzellen.

Quergestreiftes Muskelgewebe.

Weit komplizierter zusammengesetzt ist die innere Struktur der quergestreiften Muskulatur. Die zelluläre Natur der Elemente ist hier sehr schwer erkennbar. Die gewöhnliche Muskelfaser der höheren Tiere stellt ein oft sehr langes — bis zu 12 cm messendes — vielkerniges Gebilde dar, das zwar aus einer Zelle hervorgeht, aber keine „Zelle" bleibt: ihr Kern teilt sich viel-

fach — daher enthält eine solche Muskelfaser oft viele Hunderte von Kernen —, aber die Zellkörperteilung unterbleibt. Die kontraktilen Fibrillen entstehen aus feinen homogenen Stäbchen oder Fädchen, den Mitochondrien, die dann alsbald die sehr charakteristische Quergestreifungsstruktur annehmen. Kontraktile gestreifte Muskelfasern sind im Tierreiche weit verbreitet, stimmen aber in ihrer feinen Anordnung überraschend gut überein. Die doppelt brechenden Querstreifen (*q*), von einfach brechenden Scheibchen (*i*) beiderseits umschlossen,

Muskelfibrillen.

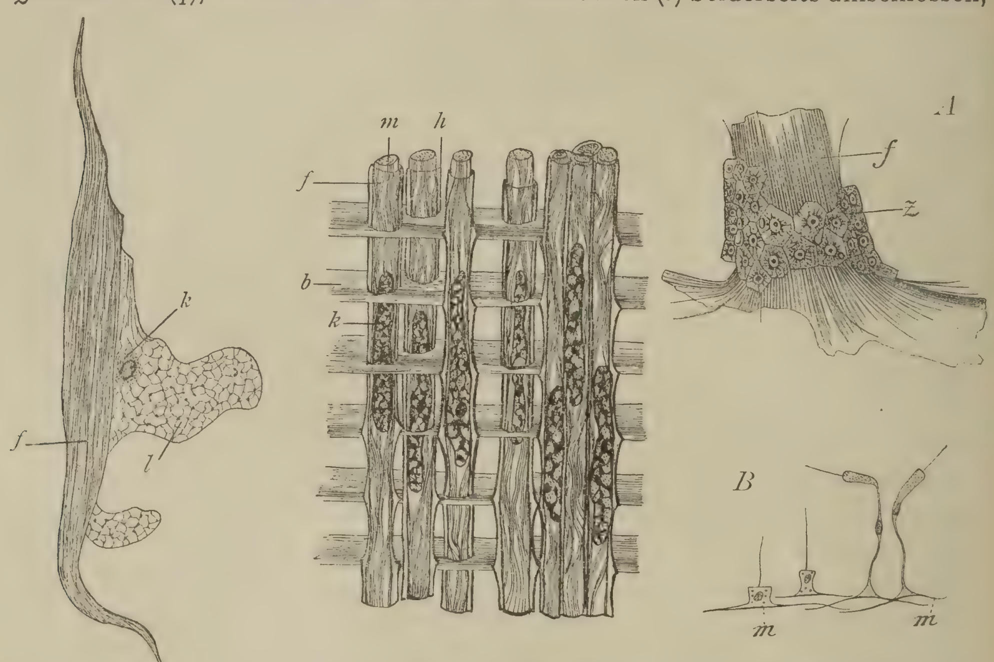


Fig. 47. Muskelzelle eines Spulwurmes (Ascaris megalocephala): in dem plasmatischen Teile des Zellenleibes (*l*) liegt der Kern (*k*), in seinem langgestreckten Teile ordnen sich nebeneinander die Myofibrillen (*f*). (Nach HEIDENHAIN.)

Fig. 48. Schema der Zusammensetzung eines Stückes glatter Muskulatur. Die glatten Muskelfasern (*m*) mit ihren Fibrillen (*f*) sind oben und unten abgeschnitten gezeichnet. Sie enthalten einen Kern (*k*) und stecken in breigewebigen Hüllen (*h*), die durch Quermembranen (*b*) verbunden werden. (Verändert nach HEIDENHAIN.)

Fig. 49. Epithelmuskelgewebe eines Polypen. In *A* unterhalb der polygonalen Zellen (*z*) der Hautschicht zahlreiche zugehörige Muskelfibrillen (*m*). In *B* isolierte Epithelmuskelzellen mit den Muskelfibrillen an der Zellenbasis. (*A* nach F. E. SCHULZE aus HEIDENHAIN, *B* nach O. u. R. HERTWIG aus HEIDENHAIN.)

bilden gewissermaßen die Elemente im Aufbau dieser Faser, die in der Längsrichtung sich stets wiederholt und von ihren Nachbarn durch Scheidewände (*z* und *m*) getrennt wird, die über die ganze Faser hinziehen (Fig. 50). Zwischen den Fibrillen liegen mannigfache Körnergebilde (*k*), die teils aus Fett, teils aus einem Kohlehydrat, dem Glycogen, und teils aus den gewöhnlichen Plasmakörnchen bestehen, und die für die Stoffwechseltätigkeit der Muskeln eine große Rolle spielen. Die einzelne Muskelfaser hat einen Teil des ursprünglichen Protoplasmas — oft einen sehr beträchtlichen Anteil, z. B. bei den Würmern — unvermindert bewahrt: man nennt ihn Muskelplasma oder Sarkoplasma. Es trennt und verbindet in mannigfach verschiedener Anordnung die einzelnen Fibrillen miteinander. Außen um die Faser herum zieht eine Art Zellenhaut oder jedenfalls eine verdichtete, veränderte Plasmalage, Sarkolemm genannt, die sich

Sarkoplasma.

Sarkolemm.

abheben läßt und die die Grenze der Faser gegen das Stützgewebe hin bildet (Fig. 51).

Bau des quergestreiften Muskels.

Die einzelnen Muskelfasern (Fig. 52) ordnen sich zueinander in der Form von kleineren oder größeren Bündelchen: sie werden durch ein lockeres Bindegewebe zusammengehalten, das die Nerven und die Gefäße führt. Man heißt dieses Stützgewebe, dessen feinste Fäserchen die einzelnen Muskelelemente um-

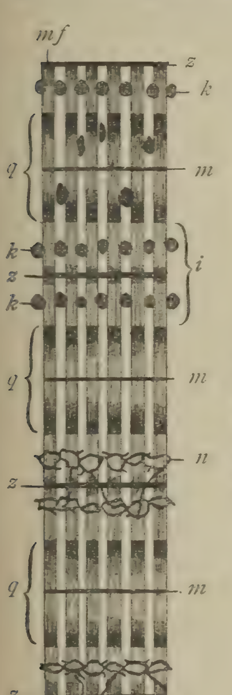


Fig. 50. Schema eines Teiles einer quergestreiften Muskelfaser. Sechs Myofibrillen (*mf*) nebeneinander gelegen, mit ihren doppelt brechenden Scheibchen (*q*) und den einfach brechenden Scheibchen (*i*). Die beiden Scheibchenarten sind getrennt in Hälften durch Scheidewände (*m* und *z*). Zwischen den Fibrillen Körner (*k*) und Querfadennetze (*n*). (Nach HEIDENHAIN.)

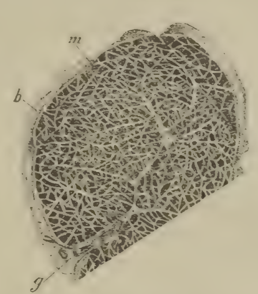


Fig. 51. Stück eines Querschnitts des „Schneidermuskels" (Musculus sartorius) vom Menschen. Die einzelnen Muskelfasern zu Bündelchen (*m*) geordnet, von dem inneren und äußeren Muskelhüllgewebe umscheidet, eingeschlossen von der Muskelbinde (*b*). *g* = Blutgefäß. (Nach HEIDENHAIN.)

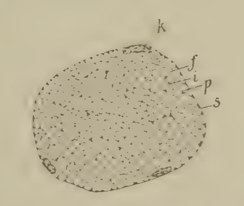


Fig. 52. Querschnitt durch eine quergestreifte Muskelfaser aus dem Wadenmuskel der Katze. Die ganze Muskelfaser ist umschlossen von der Muskelhülle (*s*), an der die Kerne (*k*) gelegen sind. Auf dem Querschnitt erscheinen die einzelnen Myofibrillen (*f*) getrennt durch feine Scheidewände vom Plasma (*p*), in dem Körnchen (*i*) gelegen sind. (Nach R. KRAUSE.)

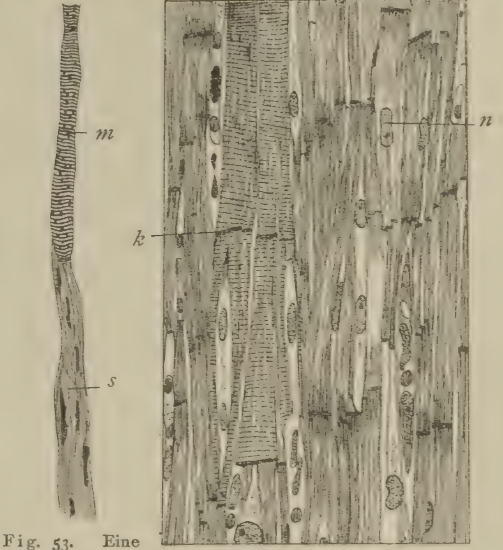


Fig. 53. Eine quergestreifte Muskelfaser (*m*) und ihr Übergang in die zugehörige Sehne (*s*). (Teilweise nach R. KRAUSE und STÖHR.)

Fig. 54. Schnitt durch das Herzmuskelgewebe vom Menschen. Netz der quergestreiften Muskelfädchen mit Kernen (*n*) und den Kittlinien (*k*). (Nach HEIDENHAIN.)

spinnen, das innere Muskelhüllgewebe (Perimysium internum). An der Oberfläche des Muskels oder einzelner seiner großen Abteilungen umhüllt es die gesamte Muskelfasermasse mit breiten Zügen, die man als äußeres Muskelhüllgewebe beschreibt (Perimysium externum); als derbes dichtes Stützgewebeblatt umgibt dann die Muskelbinde, die Fascie, das Muskelorgan als solches. Dieser Aufbau des Muskels erinnert in hohem Grade an die Architektur der Sehne: auch hier sind die einzelnen straffen derben Bindegewebefasern, die man Sehnenfasern nennt, außen insgesamt von einer äußeren Sehnenhülle (Peritendineum) umschlossen, im Innern durch lockeres Stützgewebe in Bündelchen eingeteilt, in denen dann die einzelnen Sehnenfasern liegen. Muskelfasern und Sehnenfasern (Fig. 53) haften ungemein fest aneinander: die Sehnenfaserfibrillen umfassen das kegelig zu-

gespitzte Ende der Muskelfaser allseitig und gehen vielleicht sogar unmittelbar in die Muskelfibrillen über. Jedenfalls ist ein überaus fester Zusammenhang, sei es organischer Natur, sei es eine sehr feste Kittsubstanz, für die Kraftübertragung der sich zusammenziehenden Muskulatur mittels der Sehne auf die zu bewegenden Organe, die Knochen z. B., unentbehrlich. Die quergestreiften Muskelorgane der Wirbellosen sind im allgemeinen nach einfacherem Bauplan zusammengesetzt, da es sich in der Regel nicht um die Anhäufung so großer Fasermassen handelt. Die Muskelfasern berühren sich hier oft unmittelbar ohne Zwischenschaltung einer Hüllsubstanz, besonders da eine Muskelfaserhaut, ein Sarkolemma oder Myolemma, ausgebildet ist. Die Anheftung an Hartgebilde, z. B. an Chitinstücke, erfolgt auch hier mittels feiner kleiner bindegewebiger Sehnen.

Herzmuskelgewebe. Das Herzmuskelgewebe (Fig. 54) unterscheidet sich — und zwar auffallenderweise bei den Wirbeltieren und auch bei einzelnen Wirbellosen, z. B. dem Kerbs, den Weichtieren — von der gewöhnlichen quergestreiften Muskulatur durch seine Anordnung zu einem Muskelfasernetz. Die Muskelfädchen verbinden sich durch seitliche Abzweigungen miteinander und umschließen Zwischenräume, in denen bei den Wirbeltieren regelmäßig die reichlich vorhandenen Haarblutgefäße verlaufen. Bei einigen höheren Wirbeltieren erscheinen quer zur Faserrichtung, das ganze Muskelelement durchsetzende oft treppenartig abgesetzte Platten, die sogenannten Kittlinien oder Schaltstücke, in denen man früher die Grenzen der einzelnen Herzmuskelzellen erblickte. Ihre Bedeutung ist noch nicht hinreichend genau bekannt, vielleicht stehen sie mit dem Wachstum des Herzens in Verbindung: denn das Herz ist eines der wenigen Organe, das auch nach abgeschlossener Körperentwicklung bis ins hohe Alter hinauf sich zu vergrößern vermag. Bei den niederen Wirbeltieren fehlen diese Schaltplatten vollkommen. Die Querstreifung der Fleischfäserchen weicht vom allgemeinen Querbauplan nicht ab, die Längsfibrillierung tritt indessen beim Herzgewebe überaus deutlich hervor. Die einzelnen Fleischfädchen haben keine Muskelfaserhülle in dem Sinne, wie die Skelettmuskeln, aber eine dichte Sarkoplasmaoberhaut grenzt sie deutlich nach außen ab. Die Fleischmassen der Herzmuskulatur, das Myokardium, sind nach den Herzhöhlen zu, wie nach dem Herzbeutel, durch bindegewebig-elastische Häute abgegrenzt, dessen Oberfläche mit einem sehr feinen einschichtigen Plattenepithel bekleidet ist.

Kittlinien.

Das Nervengewebe.

Nervengewebe. Für den Aufbau des Nervengewebes ist die Ausrüstung der Zellen und ihrer Abkömmlinge mit den Neurofibrillen charakteristisch. Mit der Hauptleistung der nervösen Substanz — der Aufnahme, Leitung und Übertragung von Reizen — hängt die gestaltliche Ausprägung der Elemente innig zusammen: ihre Form muß geeignet sein, mehr oder weniger entfernte Örtlichkeiten miteinander leitend zu verknüpfen: diese Aufgabe wird erreicht durch fadenförmige Leitungen, durch Fortsätze, die von den Zellen ausgehen. Eine Nervenzelle mit allen ihren Ausläufern und deren Endigungen nennt man eine Nerveneinheit oder ein Neuron. Im Laufe der Entwicklung baut sich ein Nervensystem

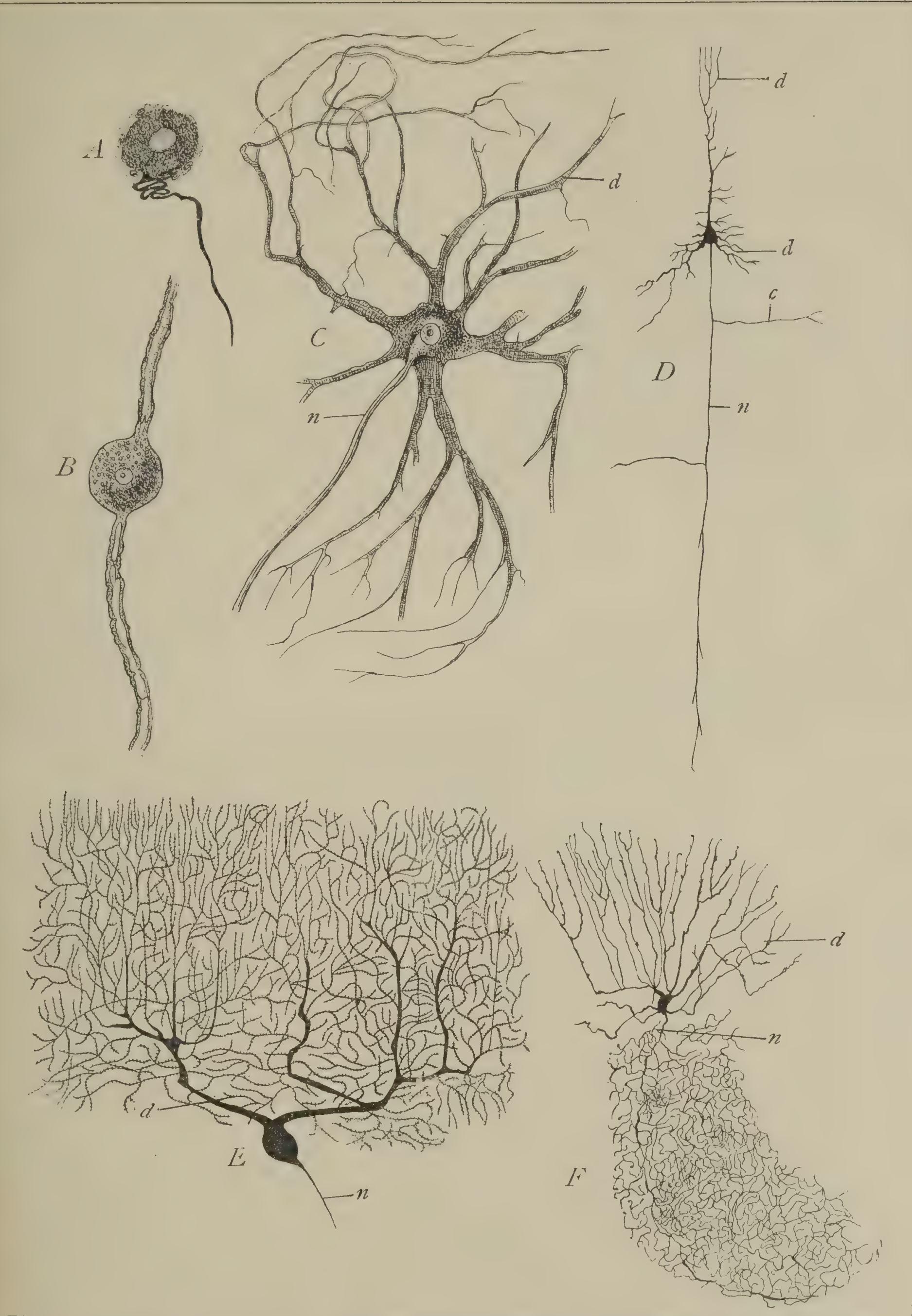


Fig. 55. Formen der Nervenzellen. *A.* Eine unipolare Nervenzelle aus dem Spinalknoten eines Kaninchens (nach R. KRAUSE.) *B.* Eine bipolare Nervenzelle aus dem Nervenknoten des Nervus trigeminus (nach BIDDER aus RAUBER-KOPSCH). *C.* Eine multipolare Nervenzelle aus dem Rückenmark vom Rind (nach DEITERS aus HEIDENHAIN). *D.* Eine Pyramidenzelle aus der Großhirnrinde des Menschen (verändert nach HEIDENHAIN). *E.* Eine PURKINJEsche Nervenzelle aus der Kleinhirnrinde vom Menschen (nach STÖHR). *F.* Eine Nervenzelle des Kleinhirns, deren Nervenfortsatz in der unmittelbaren Nähe der Zelle sich aufzweigt (nach CAJAL aus HEIDENHAIN). *n* = Nervenfortsatz oder Neurit, *d* = Plasmafortsätze oder Dendriten, *c* = Nebenfortsätze oder Collateralen.

Neuron. aus einer unendlich großen Anzahl von Einzelneuronen auf, die miteinander in gesetzmäßige Beziehungen treten und auch in ihrer Leistung zuweilen ganz deutlich als eine Einheit funktionieren.

Außer den Neuronen, dem eigentlichen nervösen Gewebe, bildet das Nervensystem noch eine Stützsubstanz aus, die in die Reihe der Fasergewebe gehört, aber ausschließlich in nervösen Organen angetroffen wird, entwicklungsgeschichtlich dem Nervengewebe nahe verwandt ist, und daher in der Reihe der Stützgewebe eine Sonderstellung einnimmt: das Nervenkittgewebe oder die Neuroglia. Neuroglia.

Die Gestalten der Nervenzellen sind überaus verwickelt und verschieden. Die Anzahl, Länge, Form der Ausläufer sind es, die den Reizgewebezellen ihre charakteristische Erscheinung aufprägen. (Fig. 55.)

Gestalt der Nervenzellen. Zellen mit einem Fortsatze — man nennt sie unipolare Nervenzellen — haben im allgemeinen eine rundliche, birnenförmige Gestalt. Zwei Ausläufer ziehen nicht selten den Nervenzellenleib spindelförmig in die Länge: das sind die bipolaren Elemente. Die weitaus größte Anzahl der Nervenzellen besitzen jedoch eine große Anzahl von Fortsätzen, sie sind multipolar; durch den Abgang dieser vielen Ausläufer gewinnt die Zelle die Form eines Sternes oder eines unregelmäßig vielspitzigen Gebildes, oder sie nimmt Pyramidengestalt oder eine ganz unregelmäßige Form an, die sich unendlich wechselvoll ausgestaltet. Die Größe der Nervenzellen erreicht oft beträchtliche Maße. Viele von ihnen kann man mit bloßem Auge als Pünktchen sehen, einige erreichen so kolossale Abmessungen, daß sie von eigenen Haargefäßen ernährt werden, und imstande sind, allein für sich große Körperorgane zu versorgen, z. B. die elektrischen Zellen des Zitterwelses (Malapterurus electricus).

Die Nervenzelle verfügt — außer ihren allgemeinen Zellbestandteilen dem Plasma, Kern und Zentrum — und der charakteristischen Ausrüstung mit den Neurofibrillen — noch über eine Anzahl von besonderen Apparaten, die mit der Leistung der Elemente in inniger Beziehung stehen. Im Plasma, zwischen den Neurofibrillenfädchen, liegen Schollen, Klumpen, Körner, Spindeln einer besonderen Substanz, die sich durch ihre farbchemischen Eigenschaften, dem Chromatin, als ähnlich erweist und daher als chromophile Substanz oder als Cytochromatin bezeichnet wird oder nach ihrem ersten genauen Untersucher als Nißlsche Granulation. Ihr Schicksal bei den verschiedenen Geschehnissen am Nervensystem hat zuerst einen genauen Einblick in die Lebenstätigkeit der nervösen Elemente gewinnen lassen (Fig. 56). Durchschneidet man den Fortsatz einer Nervenzelle, oder vergiftet man das Nervensystem mit Nervengiften, wie Morphium, Kokain, oder reizt man das Neuron zu andauernder fortwährender Tätigkeit, so verklumpen die einzelnen Nißl-Brocken, oder sie zerfallen staubförmig. Sie verändern jedenfalls in charakteristischer und gesetzmäßiger Weise Aussehen und Anordnung im Nervenzellenleibe. Leichtere Schädigungen oder heilbare und ersetzbare Verletzungen der Nerveneinheit gehen mit einer Wiederherstellung, einer Neuausbildung des Cytochromatins einher.

Nißlsche Granula.

Die Ausläufer der Nervenzelle sind bei den niederen Formen der Reizgewebeentwicklung gleichförmig. Auf den hohen Stufen tierischen Lebens

differenzieren sie sich zu zwei verschiedenen Leistungen und Gestalten. Die einen von ihnen entspringen vom Zellenleibe mit breiten konischen Basisstücken, in dem Cytochromatin gelegen ist, teilen sich alsbald in baumförmige Verästelungen und tragen daher den Namen der Dendriten oder der Protoplasmafortsätze. Sie sind oft in sehr großer Zahl vorhanden und bilden die Hauptmasse der Ausläufer z. B. bei den multipolaren Zellenformen. Die zweite Kategorie von Zellfortsätzen, die meist oder oft nur in der Einzahl an der Zelle vertreten ist und auch fehlen kann, nennt man Neuriten oder Nervenfaserfortsatz. Es entspringt aus dem Zellenleibe mit dem sogenannten Ursprungskegel, der frei von Nißlscher Granulation ist und außer dem Plasma nur Neurofibrillen wie in einen Trichter in den Fortsatz einströmen läßt. Zuweilen kommt der Neurit auch aus einem Dendriten hervor.

Dendriten.

Neuriten.



Fig. 56. Entartung des Cytochromatins oder der NISSLschen Granulation einer Nervenzelle aus dem elektrischen Hirnlappen eines Zitterrochen nach Durchschneidung des elektrischen Nerven. *A* Normales Bild der Zelle. *B* und *C* Entartung im Fortschreiten begriffen. *D* Entartung vollendet. (Nach HEIDENHAIN.)

Das Schicksal dieses Neuriten ist verschieden. Bei manchen Zellen spaltet er sich in der unmittelbaren Nähe der Zellen in Verästelungen auf, um mit diesen zu enden. Sehr häufig zieht er eine weite Strecke dahin. Er kann Nebenästchen abgeben, die Collateralen, sich mit vielen seinesgleichen zu einem Bündel vereinigen und so schließlich auch das Gefüge seines Ursprungsgewebes verlassen, in den Körper hinaustreten und zu einem Nerven werden. Die Nerven sind mithin nichts weiter als Bündel von Fortsätzen der Nervenzellen. (Fig. 57.)

Collateralen.

Bau der Nerven.

Bei sehr vielen niederen Tieren bestehen alle Nerven, bei den höheren die Fasern im Innern der nervösen Zentralorgane, des Gehirnes und des Rückenmarks und die Enden der Nerven lediglich aus den von dem Zellenkörper der zentralen Elemente entsandten Neurofibrillen und einer stets vorhandenen Masse interfibrillärer und perifibrillärer protoplasmatischer Substanz. Man nennt solche Nervenfasern nackte Fasern oder nackte Axone. Dieser Name rührt daher, weil sich derlei Bildungen in den komplizierter gebauten Nerven

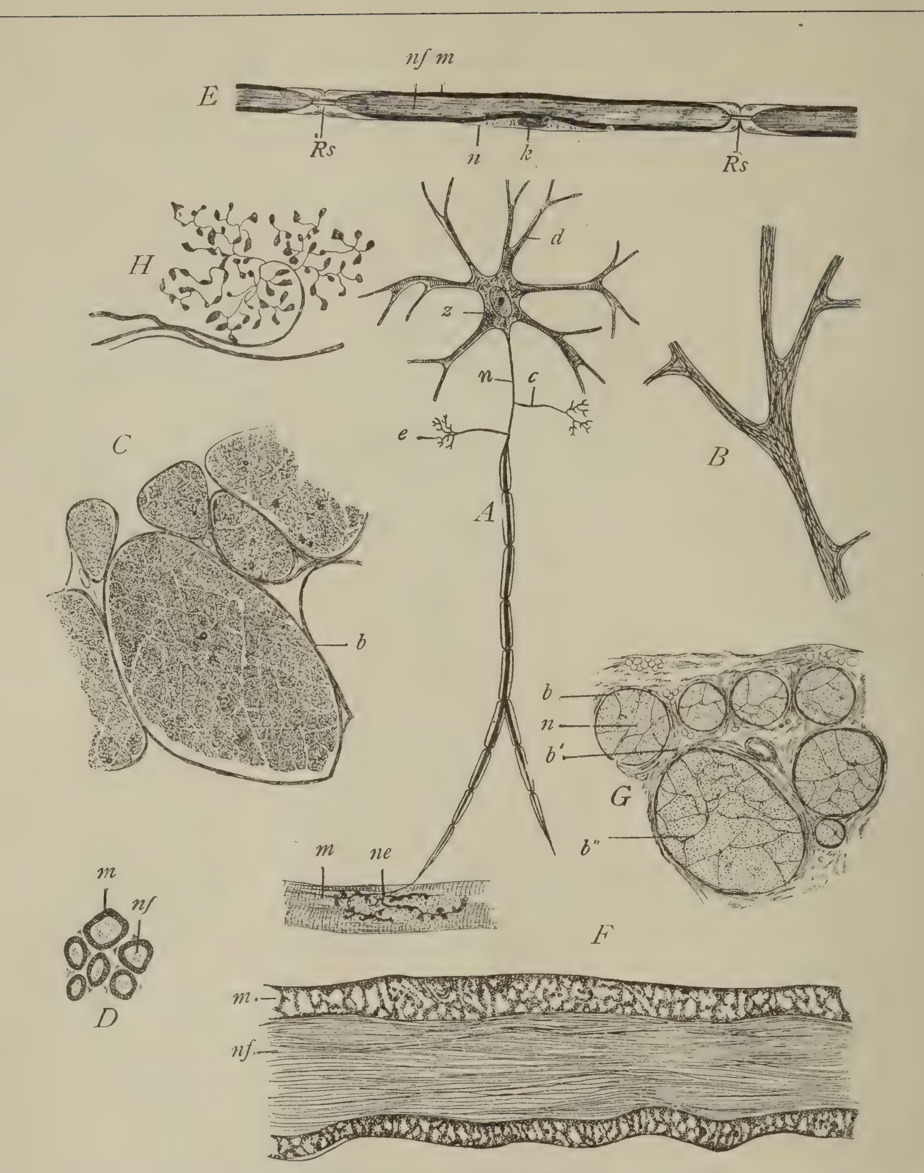


Fig. 57. Verschiedene Arten von Nervenfasern. *A* Schematische Darstellung des Zusammenhanges von Nervenzelle und Nervenfaser. (Teilweise nach RAUBER-KOPSCH.) Vom Zellenkörper (*z*) gehen aus: 1. die Dendriten (*d*). 2. der Neurit (*n*), der sich verzweigt und mit seinem einen Ast an einer Muskelfaser (*m*) mittelst einer motorischen Nervenendigung (*ne*) endet. Von seinem Stamme gehen Nebenästchen oder Collateralen (*c*) aus, die mit Endbäumchen (*e*) enden. *B* Nackte Nervenfasern mit Nervenfibrillen von einer Qualle (nach K. C. SCHNEIDER). *C* Marklose Nervenfasern aus der Milz vom Frosch (nach KÖLLIKER aus HEIDENHAIN). *b* = Bindegewebige Scheidewände, in Röhrenform die quergeschnittenen Bündel der Nervenfasern zusammenfassend. *D* Querschnitte durch einige markhaltige Nervenfasern des Rindes (nach v. KUPFFER aus RAUBER-KOPSCH): *m* = Markscheide, *nf* = Neurofibrillen des Achsenzylinders. *E* und *F* Längsschnitte durch Abschnitte markhaltiger Nervenfasern. *k* = Kern des Nervensegmentes, *Rs* = RANVIERsche Schnürringe, *nf* = Nervenfibrillen des Achsenzylinders, *n* = Neurilemma. In *F* bei stärkerer VERGRÖSSERUNG der Zusammensetzung der Markscheide (*m*) und des Achsenzylinders (*nf*) sichtbar. (*E* teilweise nach RAUBER-KOPSCH, *F* vom Frosch nach HEIDENHAIN.) *G* Querschnitt durch einen Teil eines markhaltigen Nerven vom Menschen. Die Nervenfasern (*n*) werden durch Bindegewebehüllen (*b*) zusammengehalten. *b'* Bindegewebe zwischen den Bündeln, *b''* innerhalb der Bündel (nach STÖHR). *H* Endbäumchen eines Nerven aus dem Kehldeckel vom Kaninchen (nach ARNSTEIN aus HEIDENHAIN).

bei höheren Tieren lediglich als eigentliche Achse der Nervenfasern finden, die nun außen durch Hüllbildungen verschiedenster Art umscheidet werden. Weitverbreitet ist die Bekleidung mit besonderen Hüllzellen, die eine zarte Scheide, das Neurilemma, bilden. Solche Fasern, aus Neurilemma und einem Axon aufgebaut, sind bei Wirbeltieren am weitesten, weit aber auch bei Wirbellosen verbreitet. Sie tragen den Namen der grauen oder der marklosen Nervenfasern, weil ihnen die im Nervengewebe der Wirbellosen nur sehr selten vorhandene, bei den Wirbeltieren aber sehr ausgiebig verwandte glänzende Markhülle der Nervenfaser fehlt. Die markumhüllten, höchst entwickelten Nervenfasergebilde sind Axone, die von feinen Ölröhren umscheidet sind. Das Nervenöl oder Nervenmark, das **Myelin**, ist in einer schwammartigen Substanz, in feinsten Maschen aufgesaugt, so daß es trotz seiner flüssigen Beschaffenheit nicht fließen kann. Das Schaumwerk, das Neurokeratin- oder Nervenhorngerüst, umgibt die Achsenfaser allseitig und unmittelbar; zusammen mit dem Myelin bildet es die Markscheide der markhaltigen Nervenfasern. Sie besitzt die Gestalt einzelner langer Hohlröhrchen, die an ihren Enden mit einer kurzen Unterbrechung kegelig zugespitzt aneinanderstoßen. An diesen Stellen sieht die Markfaser wie eingeschnürt aus. Man nennt diese Stellen die **Schnürringe**. Die Strecken zwischen je zwei Schnürringen heißt man **Nervensegmente**. Aus Reihen solcher Nervensegmente baut sich die gesamte markhaltige Nervenfaser auf, die Neurofibrillen mit dem Neuroplasma, die eigentliche reizleitende Seele des Nerven, zieht aber ununterbrochen durch den ganzen Verlauf der Faser hindurch. Innerhalb der Zentralorgane liegen die Markfasern frei nebeneinander, außerhalb des Gehirns oder Rückenmarks aber werden sie auch noch außen von dem Neurilemma umscheidet.

Neurilemma

Myelin.

Neurokeratin.

Markscheide der Nervenfasern.

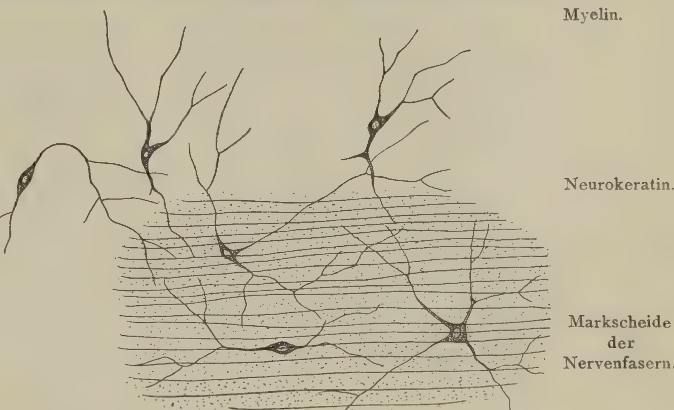


Fig. 58. Stück der Hautwand eines Süßwasserpolypen von der Fläche gesehen. Einfachster Gewebeverband von Nervenzellen: das Nervengeflecht. Nervenzellen (z) mit ihren Ausläufern (*f*) versorgen große Abschnitte etwa von Muskelelementen (*m*, mit nervösen Impulsen. (Nach K. C. Schneider.)

Die Nervenfasern ordnen sich im Gewebeverband zu den eigentlichen **Nerven** zusammen, die nichts weiter sind als Vielheiten solcher Nervenfasern. Seien es marklose, seien es markhaltige Fasern, seien es endlich beide Sorten nebeneinander werden durch Stützgewebe nach Art eines Kabels verbunden und von außen durch eine derbe lamellös geschichtete Bindegewebehülle zusammengehalten. Die kleinsten Nerven sind nichts weiter als solche einfachen Nervenfaserbündel. Die großen Nervenstämme indessen bestehen aus vielen Hunderten, ja Tausenden solcher Nervenfaserbündel, die wieder durch Bindegewebe miteinander vereinigt werden. Bei diesen großen Leitungsorganen dringen in das verbindende Stützgewebe Blutgefäße und Lymphgefäße hinein und

Nerven.

oft findet sich auch Fettgewebe darin: Einrichtungen, wie sie für die Ernährung und Erhaltung der Nervenstämme notwendig sind.

Nervengeflecht.

Bei den einfachen Anordnungsformen der Reizleitungssubstanz im Tierkörper verteilt sie sich gleichmäßig in der Gestalt eines Nervengeflechtes mit Nervenzellen und Nervenfäserchen. (Fig. 58.)



Fig. 59. Endigungen von Nervenfibrillen (*f*) an Nervenzellen (*n*) zur Herstellung des Übertragungskontaktes behufs Überleitung des Reizes von einer Nerveneinheit zu einer anderen. Aus dem Ursprungskern des Hörnerven vom Kaninchen. (Nach CAJAL aus HEIDENHAIN.)

Fig. 60. Zellen (*z*) und Fasern des Nervenkittgewebes oder der Neuroglia aus dem Rückenmark des Orang. (Nach R. KRAUSE.)

Weit komplizierter gestaltet ist der organische Aufbau der nervösen Organe, wenn es sich nicht um reine Leitwege, wie die Nerven, sondern um zentralere höhere Organe handelt.

Ganglien.

Die einfachsten aller dieser Nervenorgane sind die Nervenknoten oder Ganglien. Sie beherbergen außer Nervenfasern, die die Reize ab- und zuleiten, auch Nervenzellen, die zu den Fasern in bestimmter gesetzmäßiger Beziehung stehen. In einem solchen Knotenpunkte enden die Nervenfäserchen zum Teil mit feinen Verästelungen, die sich um Nervenzellen herumschmiegen und mit ihnen in mehr oder weniger innige Beziehungen treten (Fig. 59). Andere Fasern treten mit ihren Neurofibrillen in die Zellen hinein; wieder andere verlassen die Elemente auf dem Wege der Fortsätze. Die Zellen selbst aber stehen miteinander wieder in Verbindung, sei es unmittelbar oder mittelbar. Es gibt auch Zellen, die lediglich die Verbreitung ihrer Fortsätze auf das Innere des Knotens beschränken.

So werden schon im Innern eines solchen Nervenknotens eine große Reihe von Verbindungs- und Schaltmöglichkeiten verwirklicht.

Fig. 61. Gliazelle aus dem Nervensystem eines Blutegels (*glz*). *nf* = Nervenfasern. *glf* = Gliafasern. (Nach K. C. SCHNEIDER.)

Nervöse Zentralorgane.

Eine weitere höhere Komplikation wird indessen in den eigentlichen Zentralorganen erreicht. Hier sind es ganze Systeme von Fasern, die zur Endigung kommen, in Zellen hineinstrahlen, andere Zellen verlassen; ganze Systeme von verschiedenen Zellenarten, die Verbindungen miteinander eingehen und Ver

bindungen der übrigen Fasern und Zellen vermitteln. Jede Region des Zentralnervensystems hat dabei ihre eigene Aufgabe, ihre eigene Architektur, die im einzelnen zu erforschen, die Aufgabe der speziellen Neurobiologie geworden ist.

Neuroglia.

Die Nervenkittgewebe oder die Neuroglia setzen sich aus Fasern und Zellen, wie das Neuronengewebe selbst, zusammen. (Fig. 60.) Fasern und Zellen sind indessen hier durchaus selbständige Gebilde, wenngleich ursprünglich die Fasern von den Zellen her gebildet werden. Die Gliafasern sind glatt und homogen, sie bilden ein dichtes starres Filzwerk, das alle die Nervenfasern und Nervenzellen der Zentralorgane umhüllt, einscheidet und voneinander abgrenzt, hier und da auch derbere Scheidewandbildungen liefert. In diesem Faserfilz erscheinen die in der Regel kleinen unscheinbaren Gliazellen eingelagert. Unter Umständen gewinnen indessen die Nervenkittzellen auch sehr beträchtliche Größen, z. B. bei den Egelwürmern. (Fig. 61.)

Fig. 62. Riechsinneszellen (r) im Epithel der Riechschleimhaut (s) einer Maus gelegen, entsenden feine Riechnervenfibrillen (f), die in den Riechknäulen (gl) der Riechhirnrinde enden. Diese Elemente (rn) bilden miteinander ein Neuron, das erste Riechneuron (1). In den Knäueln durchflechten sich die Neurofibrillen des ersten Neurons mit den Anfangsfibrillenverzweigungen des zweiten (2), das tiefer in das Zentralnervensystem hineinführt. (Nach Retzius aus Heidenhain.)

Bau der nervösen Apparate.

Der architektonische und funktionelle Aufbau nervöser Apparate bleibt unverständlich, wenn er nicht durch die Erläuterung wenigstens der einfachsten Form reizaufnehmender und reizauslösender, rezeptorischer und effektorischer, Gewebseinrichtungen ergänzt wird.

Die gesamten Reizleitungsgewebe eines Systems bleiben gewissermaßen untätig, wenn nicht von irgendeiner Stelle der Außenwelt her Reize zugeführt werden. Solche Reizaufnahmeapparate heißen Sinnesgewebe. Sie bauen sich nach zwei verschiedenen Grundtypen auf.

Sinnesnervenzellen.

Sinnesnervenzellen liegen in der Oberhaut oder der Schleimhaut, z. B. des Riechorganes der Wirbeltiere. (Fig. 62.) Die Sinnesnervenzellen sind oft mit Fortsätzen ausgerüstet, die zur Reizaufnahme geeignet sind. Im Körper dieser Zellen liegt ein maschiges nervöses Fibrillengerüst, aus dem am basalen Ende eine Nervenfaser austritt, um sich in das zentrale System hineinzubegeben.

Fig. 63. Tastzelle (z) mit Tastscheibe (n), aus einem Neurofibrillennetzwerk aufgebaut von einem Grandryschen Tastkörperchen des Entenschnabels. f = die reizableitende Nervenfaser. (Nach Heidenhain.)

Bei dem zweiten Typus ist die reizaufnehmende Zelle nicht unmittelbar mit dem Nervensystem durch eigene Neurofibrillen verknüpft, sondern die Empfangszelle ruht auf einem Polster (Fig. 63), steckt in einer Scheide, liegt auf einer Platte feinsten Neurofibrillennetzwerkes, das Nervenfäserchen in die Zentralorgane hinein entsendet, um dort über die Vorgänge in der Außenwelt Bericht zu erstatten. Nach diesem Typus sind viele Tasteinrichtungen der Tiere aufgebaut.

Die höheren Sinnesgewebe — optische, akustische Reizaufnahmeapparate — unterscheiden sich von diesen einfachen Gewebeformen lediglich durch die

höhere Komplikation und die besonderen Anpassungsleistungen. Im Prinzip herrschen die gleichen Baupläne.

Der Erfolg einer stattgehabten Reizung äußert sich in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle durch Eintritt einer Bewegungs- oder einer chemischen Aktion, einer Muskel- oder einer Drüsentätigkeit.

Nervenendigungen.

Auch den geweblichen Aufbau dieser Organe beherrscht die Neurofibrille mit dem Neuroplasma: als Beispiele diene die Nervenendigung an einer Muskelfaser (Fig. 64). Nachdem Markscheide und Neurilemm kurz vor der Muskelfaser sich verloren haben, schließt das nackte Axon, das Ende der Nervenfaser, mit einer Platte ab, der Endplatte. Die Endverzweigung des Axons bildet eine geweihartige Figur, die sich in eine protoplasmatische Grundmasse, die Sohlenplatte, einbettet. An dieser Stelle wird der Willensimpuls, den die zutretende Nervenfaser heranbringt, auf die Muskelfaser übertragen und bringt sie zur Zusammenziehung (Fig. 65).



Fig. 64. Drei Muskelfasern (*m*) von der Ringelnatter mit den Muskelendplatten (*e*), links von der Fläche, rechts von der Kante gesehen. *n* = der zutretende Nerv. (Nach R. KRAUSE.)

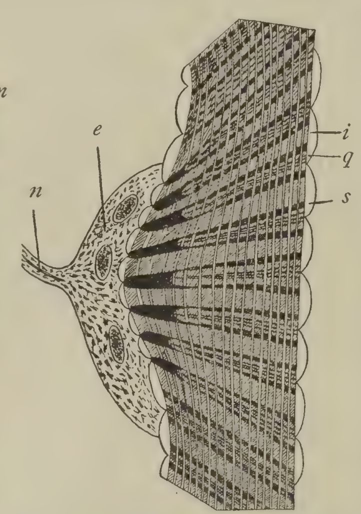


Fig. 65. Quergestreifte Muskelfaser eines Gliedertieres (Cassida equestris) mit herantretendem Nerven (*n*) und der Endplatte (*e*). Die Muskelfaser beginnt sich an der Endplatte zusammenzuziehen. *q* = doppelt brechende, *i* = einfach brechende Substanz der Querstreifung, *s* = Sarkolemm. (Nach ROLLET.)

Das Nervengewebe leistet seiner Anordnung und Aufgabe entsprechend zum großen Teil die wichtigste Arbeit: die Einzelzellen, die Einzelgewebe, die Einzelorgane miteinander zu verbinden und in gesetzmäßig sich gestaltende Beziehungen zu setzen. Es übernimmt die Zusammenfügung der Einzelteile, die durch den Differenzierungsprozeß der Zellen, Gewebe und Organe ihre Fähigkeit als Ganzes für sich allein zu leben verloren haben.

Diese ,,Integrationsleistung" ist aber nicht allein dem Nervengewebe anvertraut. Stehen schon rein räumlich betrachtet die Elemente miteinander in nachbarlicher Verbindung, die sich auch häufig durch die Ausgestaltung besonderer Verbindungsapparate äußert, so werden sie allesamt durch den gemeinsamen Anschluß an das Körpersaftsystem zu einem großen Ganzen vereinigt. An keiner Stelle, die in das Gewebeganze eingeschaltet ist, kann sich etwas ändern, ohne daß nicht physikalisch-chemische Stoffwechseländerungen sich dem ganzen System mitteilen.

So arbeiten und entwickeln sich die Einzelglieder jedes Gewebes, jedes Organes, jedes Apparates in stetiger unzerstörbarer Einheitlichkeit miteinander und gestalten die Mannigfaltigkeit der inneren Architektur und Funktion zu einem nach außen als Ganzes erscheinenden Individuum.

Literatur.

1. Handbücher der Zellen- und Gewebelehre.

KÖLLIKER- von EBNER: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1889. — HEIDENHAIN, M.: Plasma und Zelle. Jena 1907, 1911.

2. Lehrbücher zur Zellen- und Gewebelehre.

BERGH, R. S.: Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe des tierischen Körpers. — GURWITSCH, Alexander: Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904. — KRAUSE, R.: Kursus der normalen Histologie. Berlin und Wien 1911. — OPPEL, A.: Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1896 bis 1910. — RAUBER-KOPSCH: Lehrbuch der Anatomie. Leipzig 1912. — SCHNEIDER, K. C.: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902. — SZYMONOWICZ-KRAUSE: Lehrbuch der Histologie und mikroskopischen Anatomie. Würzburg 1909. — STÖHR-SCHULTZE, R.: Lehrbuch der Histologie. Jena 1912. — SOBOTTA: Atlas zur Zellen- und Gewebelehre. Atlas der normalen Histologie. München 1911.

3. Technische Hand- und Lehrbücher der Gewebelehre.

EHRLICH, P., KRAUSE, R., MOSSE, M., ROSIN, H., weil. WEIGERT, K.: Enzyklopädie der mikroskopischen Technik. Berlin und Wien 1910. — BÖHM und OPPEL: Taschenbuch der mikroskopischen Technik. 1912.

4. Biologie der Zelle.

HERTWIG, OSKAR: Allgemeine Biologie. Jena 1912. — VERWORN, M.: Allgemeine Physiologie. Jena 1909.

5. Allgemeine Schriften über den Bau der Zelle.

ALTMANN, R.: Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1894. — BOVERI, R.: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904. — BÜTSCHLI, O.: Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. — FLEMMING, WALTHER: Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882. — HÖBER, R.: Physikalische Theorie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1911. — RETZIUS, G.: Zur Kenntnis vom Bau des Zellkernes. Biol. Untersuchungen 1881. — SCHWARZ, Fr.: Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Breslau 1887. — WALDEYER, W.: Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Leipzig 1895. — WIESNER, J.: Die Elementarstruchu und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien 1892. — WILSON, E. B.: The cell in development and interitance. New York 1904.

6. Fortpflanzung der Zelle.

HAECKER, V.: Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899. — WALDEYER, W.: Die Geschlechtszellen. HERTWIGS Hdb. der vergl. u. exp. Entwicklungslehre. Jena 1906.

7. Einige spezielle Schriften über das Nervengewebe.*)

BETHE, ALBRECHT, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903. — CAJAL, S. R.: Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. Paris 1909. — HELD, H.: Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren. Leipzig 1909. — v. LENHOSSEK, M.: Der feinere Bau des Nervensystems. Berlin 1895. — SCHIEFFERDECKER, P.: Neurone und Neuronenbahnen Leipzig 1906. — VERWORN, M.: Das Neuron in Anatomie und Physiologie. Jena 1900. — WEIGERT, R.: Beiträge zur Kenntnis der normalen menschlichen Neuroglia. Frankfurt a. M. 1895.

---

*) Die übrigen Arbeiten über Epithel-, Grundsubstanz- und Muskelgewebe finden sich zumeist in Einzelabhandlungen wissenschaftlicher Zeitschriften. Diese Titel sind aus den Schriftenverzeichnissen der genannten Handbücher zu ersehen.

ALLGEMEINE UND EXPERIMENTELLE MORPHOLOGIE UND ENTWICKLUNGSLEHRE DER TIERE.

Von

Oscar Hertwig.

In seinem berühmten Buch über Entwicklungsgeschichte hat Carl Ernst v. Baer ein Gesetz formuliert, ,,daß aus dem Allgemeinsten der Formverhältnisse sich das weniger Allgemeine und so fort bildet, bis endlich das Speziellste auftritt''. Das heißt, in anderen Worten ausgedrückt: es zeigen die ersten Entwicklungsvorgänge im ganzen Tierreich eine auffällige Übereinstimmung, während die Unterschiede, welche für die Vertreter der einzelnen Tierstämme, Klassen und Ordnungen des Systems eigentümlich sind, erst auf späteren Stadien in entsprechendem Maße zur Ausbildung gelangen. Bei der Darstellung in Lehrbüchern ist es daher auch immer mehr Sitte geworden, der speziellen Entwicklungslehre eine allgemeine vorauszuschicken und in ihr die ersten Stadien der Entwicklung und die sich hier abspielenden allgemeinen Vorgänge, welche für das ganze Tierreich charakteristisch sind, zu besprechen. Auch in der Kultur der Gegenwart empfiehlt es sich, an dieser Darstellung festzuhalten. Die Forschung auf dem Gebiete der allgemeinen Entwicklungslehre sondert sich alsdann wieder in zwei Richtungen, in die vergleichende und die experimentelle. Zwar sind Morphologie und Entwicklungsgeschichte zurzeit noch vorzugsweise auf Beobachtung beruhende Wissenschaften, in denen allgemeine Ergebnisse durch die vergleichende Methode gewonnen werden. Doch nehmen in dieser Beziehung die ersten Entwicklungsstadien eine Sonderstellung ein. Denn wenn wir auch hier die Grundlagen unseres Wissens und ein reiches Material an Kenntnissen, wie es selbstverständlich und nicht anders möglich ist, ebenfalls der einfachen direkten Beobachtung der Naturvorgänge zu verdanken haben, so ist doch neben ihr die experimentelle Forschung, welche der Physiologie, Chemie und Physik ihre großen Erfolge gebracht hat, von Jahrzehnt zu Jahrzehnt mehr bemüht gewesen, in viele Probleme tiefer einzudringen, als es durch einfache Beobachtung des normalen Geschehens möglich gewesen wäre. Daher sind in unserem ersten Kapitel auch die auf experimentellem Wege gewonnenen, zum Teil sehr wichtigen Errungenschaften in gebührender Weise mit zu berücksichtigen; zugleich ist hierbei zu zeigen, auf welche Art und durch welche Mittel das Experiment in der Entwicklungslehre, wie in anderen exakten Wissenschaften, unser Wissen zu erweitern und zu vertiefen berufen ist.

Die ,,Kultur der Gegenwart'' soll kein Lehrbuch sein, sie soll einem weiteren Leserkreis einen Einblick in die Haupterrungenschaften der neuzeitlichen Forschung auf dem Gebiet der Entwicklungslehre geben. Aus dem überreichen Stoff ist daher eine strenge Auswahl und eine Beschränkung auf das Wichtigste

und Wissenswerteste zu treffen.(1) Wir werden mit der Besprechung der weiblichen und männlichen Keimzellen beginnen, da sie in allen Klassen des Tierreiches, wenn wir von einigen Ausnahmen der ungeschlechtlichen Vermehrung absehen, den Ausgangspunkt der einzelnen Entwicklungsprozesse bilden; dann werden wir längere Zeit bei dem wichtigen und interessanten Studium des Befruchtungsprozesses verweilen. Da aber ein volles Verständnis desselben nur durch eine genaue Kenntnis von der Entstehung der Ei- und Samenzellen in den Keimdrüsen möglich ist, so wird sich an die Befruchtung ein ergänzender Abschnitt über die Ei- und Samenreife, zur Vervollständigung unserer Einsicht, anschließen. Eine weitere Ergänzung bildet ein Abschnitt über die Entwicklungsfähigkeit der Eizelle ohne Befruchtung. Wenn wir in den vier ersten Abschnitten es mit Erscheinungen und Prozessen zu tun haben, welche für das ganze Tierreich als gesetzmäßig bezeichnet werden können, so ist dies teilweise auch noch bei den hierauf folgenden Entwicklungsvorgängen, die uns alsdann beschäftigen werden, der Fall: bei dem Furchungsprozeß oder der Vermehrung des befruchteten Eies durch Teilung, bei der Anordnung der auf Hunderte und Tausende vermehrten Embryonalzellen zu charakteristischen Verbänden, nämlich zu den embryonalen Grundformen der Morula, der Blastula und Gastrula.

Auf vielen der hier genannten Gebiete werden wir Gelegenheit nehmen, auch auf wichtige Ergebnisse der experimentellen Forschung einzugehen. Ihre Wichtigkeit besteht vor allem darin, daß sie uns eine wertvolle Grundlage für die Besprechung allgemeiner Probleme der Entwicklungslehre geben, wie der Idioplasmakerntheorie, der Theorie der Biogenesis, der Keimplasma- und Mosaiktheorie, des Prinzips der organbildenden Keimbezirke und der organbildenden Stoffe.

Auf Grund dieser Vorbemerkungen und der kurzen Disposition unserer Aufgabe, beginnen wir mit dem Thema unseres ersten Abschnittes.

1. Ei und Samenfaden

sind einfache Elementarteile des tierischen Körpers; beide haben in gleicher Weise den Formwert von Zellen. Trotzdem stehen sie aber, bei allen Tieren ohne Ausnahme, in ihrem ganzen Aussehen, in ihrer Form, Größe und feineren Zusammensetzung in einem ausgesprochenen Gegensatz zueinander. Während die Eier alle übrigen Zellen des tierischen Körpers durch ihre außerordentliche Größe weit übertreffen, sind die Samenfäden ganz im Gegenteil die allerkleinsten; die Eier haben eine kugelige oder ovale Form und sind in verschiedener Weise in besondere Hüllen eingeschlossen, die Samenfäden dagegen sind, wenn wir von einzelnen Tierklassen und Ordnungen absehen, bei den meisten Wirbellosen und bei allen Wirbeltieren feine, bewegliche Fäden, die in einem Tropfen Samenflüssigkeit wegen ihrer Kleinheit in ungeheurer Menge enthalten sind.

Anmerkung: Die in Klammern gesetzten Zahlen, wie in vorliegendem Fall, beziehen sich auf einzelne Literaturangaben und Anmerkungen, die am Schluß des Kapitels zusammengestellt sind.

Das Ei. Wenn wir bei der Untersuchung des feineren Baues mit dem Ei (Fig. 1) beginnen, so unterscheidet man an ihm, wie an jeder Zelle, als die wichtigsten und wesentlichsten Bestandteile Protoplasma, Kern (*kb*) und Membran (*zp*). Die beiden erstgenannten zeigen ein von den gewöhnlichen Gewebszellen sehr verschiedenes Aussehen. In das Protoplasma des Eies sind nämlich bald weniger, bald mehr, zuweilen in ganz ungeheurer Menge, verschiedenartige Substanzen in Form von Körnern, Schollen, Plättchen oder Tropfen (*d*) eingelagert; es sind Nährmaterialien oder wie man in der Physiologie sagt, Reservestoffe, welche während der Entwicklung bei der Entstehung neuer Zellen und zur Bildung des embryonalen Körpers allmählich aufgebraucht werden. Durch sie kann bei reichlichem Vorhandensein das Protoplasma fast ganz verdeckt werden, indem es nur noch feine Lücken zwischen den eingelagerten Reservestoffen, gleichsam wie der Mörtel zwischen den Steinen eines Mauerwerks, ausfüllt. Der in so eigentümlicher Weise veränderte Inhalt der Eizelle wird im gewöhnlichen Leben, wie auch häufig in der embryologischen Literatur, als der Eidotter (vitellus) bezeichnet. Entsprechend der Masse des Dotters fällt auch der Kern der Eizelle, gewöhnlich das Keimbläschen (Fig. 1; *k b*) (vesicula germinativa) genannt, im Vergleich zu demjenigen anderer Elementarteile sehr groß aus. Man unterscheidet am Keimbläschen

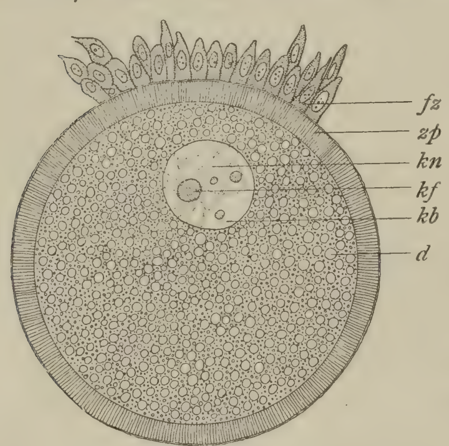


Fig. 1. Ei aus einem 2 mm dicken Follikel des Kaninchens. Nach WALDEYER. Es ist von der Zona pellucida (*zp*) umgeben, welcher an einer Stelle Follikelzellen (*fz*) aufsitzen. Der Dotter enthält Kügelchen von Deutoplasma (*d*). In das Keimbläschen (*kb*) ist das Kernnetz (*kn*) besonders eingezeichnet, welches einen großen Keimfleck (*kf*) einschließt.

1. die flüssige Grundsubstanz, den Kernsaft,
2. die Kernmembran, durch welche die mit Saft gefüllte Höhle gegen den Dotter abgegrenzt wird,
3. das Chromatin und
4. die Nucleoli oder Keimflecke (*kf*).

Das Chromatin ist eine zwar nur in sehr geringer Menge vorhandene, aber biologisch sehr wichtige Substanz; sie tritt in feinen Körnchen und Fäden auf und verdankt ihren Namen der Eigenschaft, gewisse Farbstoffe, wie Karmin und Haemotoxylin oder basische Anilinfarben, aus geeigneten Lösungen an sich zu ziehen.

Die Nucleoli oder Keimflecke (*kf*) sind etwas größere, kuglige oder lappige Körper einer Proteinsubstanz; ihre Zahl kann sich von eins bis auf viele Hunderte belaufen. Es hängt dies hauptsächlich von der Größe des Eies in den einzelnen Tierklassen ab.

Der Samenfaden. Im Vergleich zu dieser Beschaffenheit des Eies bietet die männliche Keimzelle, auch abgesehen von dem schon hervorgehobenen Größenunterschied, ein ganz verschiedenes Aussehen dar, zumal wenn sie uns in der ge-

wöhnlichen Form eines allerfeinsten Fadens entgegentritt. Man könnte Bedenken tragen, im Samenfaden überhaupt einen der Zelle gleichwertigen Formteil zu erblicken, wenn wir nicht durch direkte Beobachtung wüßten, daß er in der männlichen Keimdrüse aus einer Samenbildungszelle (Spermatide) durch Umwandlung hervorgeht und daß er aus den drei für die Zelle wesentlichen Bestandteilen, aus Protoplasma, Kern und Centrosom zusammengesetzt ist. Bei sehr starker Vergrößerung kann man nämlich an den Samenfäden (Fig. 2) drei Abschnitte unterscheiden, welche den obengenannten drei Zellbestandteilen entsprechen, den Kopf, den Hals oder das Mittelstück und den Schwanz. In ihrer Form und Größe bieten sie zahlreiche Variationen in den einzelnen Tierarten dar. Bei den menschlichen Samenfäden, die durchschnittlich nur 0,05 mm lang sind, hat der Kopf in der Flächenansicht die Form eines ovalen Plättchens, welches nach hinten dicker als vorn ist. Von der Seite gesehen läßt er sich einer plattgedrückten Birne vergleichen. Der vordere scharfe Rand dient als Schneide, durch welche dem Samenfaden, wie wir bald sehen werden, beim Befruchtungsprozeß das Einbohren in die Rinde des Eies erleichtert wird; er ist daher auch als Perforatorium bezeichnet worden. Der Kopf ist aus dem Kern der Bildungszelle durch Umwandlung hervorgegangen; er besteht zum größten Teil aus ziemlich kompaktem, ganz homogen aussehendem Chromatin und nimmt infolgedessen auch die charakteristische Kernfärbung an. Der auf den Kopf folgende Hals ist stäbchenförmig und birgt das wichtige Centrosom. An ihn schließt sich der Schwanzfaden an, der sich aus umgewandeltem Protoplasma gebildet hat, daher kontraktil ist und am lebenden Objekt schlängelnde Bewegungen ausführt. Indem sich mit seiner Hilfe der Samenfaden wie eine einzellige Flagellate mit ziemlicher Geschwindigkeit in der Samenflüssigkeit fortbewegt, kann er mit Recht einer Geißelzelle verglichen werden.

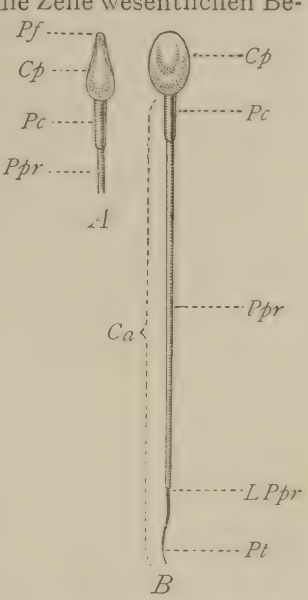


Fig. 2. Samenfäden vom Menschen. Nach G. RETZIUS. A. Profilansicht, B. Flächenansicht. *Cp* Kopf, *Cd* Schwanz, *Pf* Perforatorium, *Pc* Verbindungsstück des Schwanzes, *Ppr* Hauptstück des Schwanzes, *LPpr* Grenze des Hauptstücks gegen das Endstück des Schwanzes *Pt*.

Ungleiche Differenzierung der Keimzellen.

Wer Ei und Samenfaden auf ihren Bau genauer untersucht und sie einander vergleichend gegenüberstellt, wird sich auch die Frage vorlegen müssen, warum und zu welchem Zweck die weiblichen und die männlichen Geschlechtszellen im ganzen Tierreich so außerordentlich verschieden ausgefallen sind und warum sie in ihrer Größe und in ihrer Form so ausgesprochene Gegensätze darbieten? Die Frage läßt sich bei einigem Nachdenken leicht beantworten. Sie findet ihre Erklärung in den Vorgängen bei der geschlechtlichen Zeugung und bei den anschließenden Stadien des Entwicklungsprozesses. Wie ich es schon in meinem Lehrbuche der Entwicklungsgeschichte dargestellt habe, „kommen bei der Entstehung eines neuen Organismus aus den beiden Keimzellen, die

wir nach ihrer Rolle beim Befruchtungsprozeß als weibliche und männliche bezeichnen, zwei Momente in Betracht, die miteinander konkurrieren und in einem Gegensatz zueinander stehen. Erstens müssen die zwei Zellen, von denen wir bei Besprechung des Befruchtungsprozesses gleich sehen werden, daß sie sich zu einer gemischten Anlage vereinigen, in der Lage sein, sich aufzusuchen und zu verbinden. Zweitens ist es aber auch, wenn aus dem Verschmelzungsprodukt ein vielzelliger, komplizierter gebauter Organismus in einem kurz bemessenen Zeitraum entstehen soll, von Wichtigkeit, daß gleich von Anfang an viel entwicklungsfähige Substanz vorhanden ist und nicht erst auf dem zeitraubenden Umweg der Ernährung von den sich bildenden und differenzierenden Embryonalzellen selbst herbeigeschafft zu werden braucht."

„Um der ersten Aufgabe zu genügen, müssen die Zellen beweglich und daher aktiv sein; für die zweite Aufgabe dagegen müssen sie entwicklungsfähige Substanz, Vorräte an Nahrungsstoff, der beim raschen Ablauf des Entwicklungsprozesses dann aufgebraucht werden kann, in sich aufspeichern; sie müssen dementsprechend an Größe zunehmen, was wieder naturgemäß eine Beeinträchtigung ihrer Beweglichkeit zur Folge haben muß."

„So konkurrieren denn zwei Momente miteinander, von denen das eine die Zelle beweglich und aktiv, das andere dagegen sie unbeweglich und passiv zu machen sucht. Die Natur hat beide Aufgaben gelöst, indem sie Eigenschaften, die ihrem Wesen nach in einem Körper unvereinbar, weil gegensätzlich zueinander sind, nach dem Prinzip der Arbeitsteilung auf die beiden zum Befruchtungsakt verbundenen Zellen verteilt hat. Sie hat die eine Keimzelle aktiv und befruchtend, d. h. männlich, die andere dagegen passiv und empfangend, d. h. weiblich gemacht. Die weibliche Zelle, das Ei, hat dabei die Aufgabe übernommen, für die Substanzen zu sorgen, welche zur Ernährung und Vermehrung des Zellprotoplasma und seiner Differenzierungsprodukte bei einem raschen Ablauf des Entwicklungsprozesses erforderlich sind. Sie hat daher während ihrer Ausbildung im Eierstock, in einer Periode, die man auch ganz passend als ihre Vorentwicklung gekennzeichnet hat, Dottermaterial (Reservestoffe) aufgespeichert und ist dementsprechend groß und unbeweglich geworden. Der männlichen Zelle dagegen ist die zweite Aufgabe zugefallen, die Vereinigung mit der ruhenden Eizelle herbeizuführen. Sie hat sich daher zum Zwecke der Fortbewegung in einen kontraktilen Samenfaden umgebildet und hat sich, je vollkommener sie ihrer Aufgabe angepaßt ist, um so mehr aller Substanzen entledigt, welche, wie z. B. das Dottermaterial oder selbst das Protoplasma, diesem Hauptzweck hinderlich sind. Dabei hat sie zugleich auch eine Form angenommen, welche für den Durchtritt durch die Hüllen, mit welchen sich das Ei zum Schutz umgibt, und für das Einbohren in den Dotter die zweckmäßigste ist."

Nachdem wir so den Gegensatz in der Form und Größe der beiderlei Geschlechtszellen in befriedigender Weise glauben erklärt zu haben, können wir uns nun auch zu dem Vorgang wenden, der Jahrhunderte lang die Wißbegier der Naturforscher angeregt und zur Aufstellung zahlreicher verschiedenartiger

Theorien veranlaßt hat, aber trotzdem für sie bis in unsere Tage ein unerforschbares Mysterium geblieben war. Denn ein solcher Vorgang war der Befruchtungsprozeß. Als einst der berühmte Physiologe Haller in seinem großen Handbuch der Physiologie an das Kapitel der Zeugung kam, hat er es mit der damals gewiß berechtigten Klage begonnen: „Ingratissimum opus, scribere de iis, quae multis a natura circumiectis tenebris velata, sensuum luci inaccessa, hominum agitantur opinionibus."

2. Der Befruchtungsprozeß.

Es ist eine bekannte Erfahrung, daß reife Eier, von wenigen Ausnahmen abgesehen, damit sie in den Entwicklungsprozeß eintreten können, zuvor der Befruchtung bedürfen. Andernfalls erlischt ihre Lebensfähigkeit, und es beginnt ihr Zerfall mit unerwarteter Schnelligkeit einzutreten. Schon von alters her hat man daher darüber nachgedacht, in welchen Eigenschaften diese entwicklungserregende Kraft des Samens besteht, und in welcher Weise sie sich im Ei geltend macht. Bei derartigen Betrachtungen kam man freilich über völlig haltlose Hypothesen im 17. und 18. Jahrhundert nicht hinaus, da es an den für die Beantwortung unentbehrlichen Vorbedingungen, an Beobachtungstatsachen, welche in den Naturwissenschaften die Grundlage für jeden Fortschritt bilden, noch fehlte. Da der Samen bei den Wirbeltieren, welche den am nächsten liegenden Ausgangspunkt für Reflexionen bildeten, aus zwei Bestandteilen, aus einer den Spermageruch darbietenden Flüssigkeit und aus geformten, beweglichen Körperchen, den Samenfäden, besteht, so waren sich die Forscher lange Zeit darüber im unklaren, welcher von beiden Teilen das eigentlich befruchtende Prinzip sei. Gewöhnlich hielt man für dasselbe fast allgemein die Samenflüssigkeit; sie sollte durch die Eihüllen durchdringen, mit dem Inhalt sich vermischen und so auf chemischem Wege den Anstoß zur Entwicklung geben. Mit den Samenfäden aber, in welchen einst die noch später zu besprechende Schule der Animalkulisten die präformierten Geschöpfe erblickt hatte, wußte man bei dieser Ansicht nichts Rechtes anzufangen; man hielt sie vielfach für kleinste parasitische Tiere, für Spermatozoä, welche die Samenflüssigkeit, Infusorien vergleichbar, bevölkern. (Valisneri.) Findet sich doch noch in der berühmten Physiologie von Joh. Müller aus dem Jahr 1840 die Bemerkung: „Ob die Samentierchen parasitische Tiere oder belebte Urteilchen des Tieres, in welchem sie vorkommen, sind, läßt sich für jetzt noch nicht mit Sicherheit beantworten."

Ältere Zeugungstheorien

Eine Klärung wurde erst allmählich, teils durch das physiologische Experiment, teils durch mikroskopische Beobachtungen herbeigeführt. Indem man Froschsamen durch Filtration in seine flüssigen und festen Bestandteile trennte (Spallanzani, Leuckart), konnte festgestellt werden, daß mit der Flüssigkeit benetzte Eier unentwickelt blieben und bald zerfielen, während solche, die mit dem Filterrückstand, mit den Samenfäden, betupft wurden, sich alsbald auch regelrecht teilten und entwickelten. Auf der anderen Seite wurde die Lehre von der Parasitennatur der Samenfäden durch die sich immer

mehr vervollkommnende mikroskopische Forschungsmethode unhaltbar gemacht, da ihre Entstehung in den Geschlechtsorganen des sie bergenden Tieres durch Umwandlung von Zellen direkt bewiesen werden konnte. So spitzte sich denn von jetzt ab das Problem der Befruchtung immer mehr in die Frage zu, in welcher Weise und wodurch die Samenfäden den Anstoß zur Entwicklung des Eies geben. Daß diese sich bei der Befruchtung an der Oberfläche der Eier oft in großer Zahl festsetzen und an den Eihüllen haften bleiben, wobei sie mit den Geißeln lebhafte pendelnde Bewegungen ausführen, konnte bei mikroskopischer Untersuchung geeigneter Objekte häufig wahrgenommen werden. Derartige Beobachtungen gaben wohl die Anregung zu einer 1847 aufgestellten chemisch-physikalischen Erklärung des Befruchtungsprozesses durch Kontakt (Bischoff. Leuckart). Nach ihr sind ,,die Vorgänge im befruchteten Ei das Produkt von zweierlei Faktoren, von der primitiven Disposition des Bildungsmateriales und von der molekularen Bewegung, die demselben von den Samenkörperchen bei der Berührung mitgeteilt wird."

Die Kontakttheorie wurde indessen bald durch neue Beobachtungen überholt und in den Schatten gestellt. Von verschiedenen Forschern (Barry, Newport, Nelson, Meißner, Bütschli, Auerbach usw.) wurden Beobachtungen, die zum Teil allerdings noch wenig zuverlässig und unsicher waren, mitgeteilt, daß man in dem Dotter der Eier bei verschiedenen Tieren (Kaninchen, Frosch, Ascaris) eingedrungene Samenfäden aufgefunden habe. Diese sollten dann bald nach dem Eindringen zerfallen und sich allmählich auflösen. Daher neigte man von jetzt ab mehr der Ansicht zu, daß die Samenfäden wohl meist in größerer Zahl sich in das Ei einbohren und durch ihren Zerfall und durch Vermischung ihrer Substanz mit dem Dotter befruchtend wirken. Den Stand der Befruchtungsfrage, wie er bis zum Jahre 1875 lag, hat Wundt in seinem Lehrbuch der Physiologie (1873) in richtiger Weise zutreffend durch folgende zusammenfassende Sätze bezeichnet: ,,Die wesentliche Bedingung der Befruchtung ist höchst wahrscheinlich das Eindringen der Samenkörperchen in den Eiinhalt, das in den verschiedensten Wirbeltierklassen nachgewiesen werden konnte. Nachdem die Samenkörperchen in das Ei eingedrungen sind, verlieren sie sehr schnell ihre Beweglichkeit und lösen sich im Dotter auf. Eine Theorie oder auch nur irgend begründete Hypothese über die Natur der Vorgänge, durch welche die Samenelemente nach ihrem Eindringen in den Dotter in diesem den Entwicklungsprozeß anregen, besitzen wir nicht."

Ein neuer Wendepunkt trat in dem Jahre 1875 ein, in welchem an einem besonders geeigneten Objekt und mit den Hilfsmitteln moderner mikroskopischer Technik das Eindringen des Samenfadens in das Ei und die dadurch im Innern des Dotters hervorgerufene Veränderung auf das genaueste festgestellt und so die mikroskopische Grundlage für die jetzt gültige ,,biologische Theorie des Befruchtungsprozesses" (Oscar Hertwig) gewonnen wurde.[2]

Künstliche Befruchtung.

Für das mikroskopische Studium des Befruchtungsprozesses sind Tiere geeignet, welche erstens sehr kleine und durchsichtige Eier besitzen, in denen

man bei Verwendung starker Vergrößerungslinsen im Dotter die kleinsten Körnchen wahrnehmen kann und welche zweitens die Vornahme der künstlichen Befruchtung gestatten.

Denn in diesem Fall gewinnt der Forscher die Möglichkeit, den Eintritt der Befruchtung zu einem von ihm willkürlich gewählten Termin zu bestimmen; er kommt hierdurch in die Lage, alle Veränderungen vom ersten Augenblick bis zu dem Punkt zu verfolgen, an welchem man die Befruchtungsvorgänge als abgeschlossen bezeichnen kann.

Ein derartiges geeignetes Material liefern uns die Echinodermen, besonders die Seeigel, an welchen der Verlauf der Befruchtung in lückenloser Folge zuerst aufgeklärt werden konnte. Sie sind ebenso wie die etwas später für Befruchtungsstudien verwerteten Nematoden (unter ihnen besonders *Ascaris megalocephala*, der Pferdespulwurm) bis in die neueste Zeit das klassische Material geblieben, welches immer wieder von neuem untersucht wird. Die Seeigel, an welche wir uns auch bei dieser Darstellung zunächst halten wollen, sind getrennten Geschlechts. Um die künstliche Befruchtung auszuführen, entleert man von einem laichreifen Weibchen reife Eier aus dem Eierstock in ein kleines, mit Seewasser gefülltes Uhrschälchen, entnimmt dann in derselben Weise einem männlichen Tiere frischen Samen und verdünnt ihn in einem zweiten Uhrschälchen in reichlicher Weise mit Meerwasser. Auf einem Objektträger bringt man je einen Tropfen eierhaltiger und samenhaltiger Flüssigkeit mit einer feinen Glaspipette zusammen, vermischt sie und deckt sofort das Präparat unter geeigneten Kautelen, damit die Eier nicht gepreßt und zerdrückt werden können, vorsichtig mit einem Deckgläschen zu; dann beginnt man unverzüglich die Beobachtung bei starker Vergrößerung.

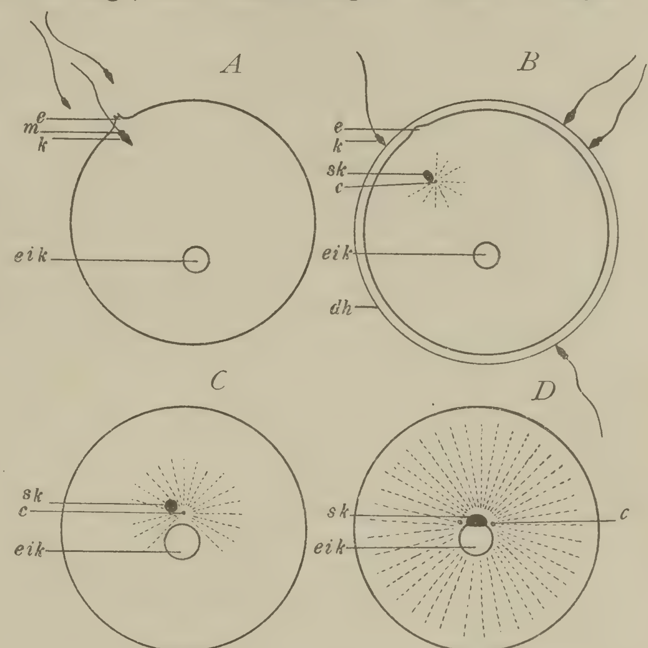


Fig. 3. Schema über den Befruchtungsprozeß des Seeigeleies. Nach Hertwig. *A*. Das reife Ei im Moment der Befruchtung, mit Eikern (*eik*) und Empfängnishügel (*e*). Am eingedrungenen Samenfaden ist der Kopf (*k*), das Mittelstück (*m*) und der Endfaden zu unterscheiden. *B—D*. Drei Stadien in der Annäherung von Samenkern und Eikern bis zur gegenseitigen Anlagerung; in *B* ist die zum Schutz gebildete Dotterhaut (*dh*) mit gezeichnet, dagegen in *C* und *D* weggelassen. *sk* Samenkern, *eik* Eikern, *c* Centrosom, *dh* Dotterhaut, *e* Empfängnishügel.

Verlauf der Befruchtung.

Man kann jetzt am lebenden Objekt leicht verfolgen, wie von den zahlreichen, im Wasser lebhaft herumschwimmenden Samenfäden (Fig. 3) sich immer mehr auf der Oberfläche der Eier festsetzen, wobei sie fortfahren, mit

ihrer Geißel peitschende Bewegungen auszuführen. Stets aber wird unter normalen Verhältnissen die Befruchtung nur von einem einzigen Samenfaden und zwar von demjenigen ausgeführt, der sich am frühesten dem membranlosen Ei genähert hat. An der Stelle, wo sein Kopf, der die Gestalt einer kleinen Spitzkugel hat, mit seiner scharfen Spitze die Oberfläche des Dotters berührt, reagiert diese auf den Reiz durch Bildung eines kleinen Höckers von homogenem Protoplasma, des Empfängnishügels (Fig. 3, *Ae*), wie ich ihn zu nennen vorgeschlagen habe. Durch sein Auftreten wird der Beobachter gewöhnlich zuerst auf den Beginn des Befruchtungsprozesses aufmerksam gemacht. Denn am Empfängnishügel bohrt sich der Samenfaden rasch mit seinem Kopf (*Ak*) in das Ei ein, so daß nur der kontraktile fadenförmige Anhang noch eine Weile nach außen hervorsieht. Fast gleichzeitig wird eine feine Membran (Fig. 3, *Bdh*) vom befruchteten Ei auf seiner ganzen Oberfläche ausgeschieden; sie beginnt zuerst in der Umgebung des Empfängnishügels und breitet sich von hier rasch um das ganze Ei aus. Im Moment ihrer Ausscheidung liegt sie der Dotterrinde unmittelbar auf, doch nur eine verschwindend kurze Zeit; denn bald beginnt sie sich von ihr abzuheben und durch einen immer breiter werdenden Zwischenraum, der von klarer Flüssigkeit (dem Liquor perivitellinus) erfüllt ist, getrennt zu werden. Die Abhebung wird dadurch hervorgerufen, daß der protoplasmatische Eiinhalt infolge des Reizes beim Eindringen des Samenfadens und in unmittelbarem Anschluß an die durch ihn vorher ebenfalls ausgelöste Membranbildung sich etwas zusammenzieht und dabei Flüssigkeit aus seinem Innern auspreßt.

Die Bildung einer Dotterhaut (Membrana vitellina) hat außer dem Schutz, den sie später dem sich in ihrem Innern entwickelnden Embryo bietet, auch noch die hohe physiologische Bedeutung, daß sie für alle die übrigen Samenfäden, die sich in reicher Menge auf ihrer Oberfläche ansetzen, ganz undurchdringlich ist und dadurch eine Befruchtung durch mehr als einen Samenfaden unmöglich macht, was ich ja schon früher als das normale bezeichnet habe.

An diese verschiedenen Vorgänge, die sich teils nach- teils nebeneinander in ein paar Minuten abspielen, schließen sich unmittelbar weitere Veränderungen an, die man als den inneren Befruchtungsakt zusammenfassen kann. Der in die Eirinde eingedrungene Kopf beginnt sich alsbald in der Weise zu drehen, daß der auf ihn folgende Hals mit dem Centrosom (Fig. 3, *Bc*) nach einwärts zu liegen kommt. Dabei wird das Centrosom zum Mittelpunkt einer Strahlungsfigur, da sich das Protoplasma in seiner unmittelbaren Umgebung zu einem strahligen Gefüge, wie Eisenfeilspäne um den Pol eines Magneten, anzuordnen beginnt. Auch vergrößert sich der Kopf zusehends, indem sein Chromatin sich mit Flüssigkeit, die es aus dem Dotter bezieht, vollsaugt und seine Form einer Spitzkugel verliert. Er wandelt sich auf diesem Wege allmählich wieder in einen bläschenförmigen Samenkern (Fig. 3, *Bsk*) um.

Und jetzt beginnt — etwa 5 Minuten nach Vornahme der Befruchtung — ein interessantes, am lebenden Objekt gut sichtbares Phänomen das Auge des Beobachters zu fesseln. Die beiden im Ei vorhandenen Kerne setzen sich in

Bewegung und wandern langsam, doch mit wahrnehmbarer Geschwindigkeit, aufeinander zu, als ob sie sich gegenseitig anzögen (Fig. 3, *A—D sk* u. *eik*). Der durch das Spermatozoon neu eingeführte Samenkern verändert rascher seinen Ort, wobei ihm die schon oben erwähnte Protoplasmastrahlung mit dem in ihr eingeschlossenen Centrosom voranschreitet und sich dabei immer weiter in der Umgebung ausbreitet. Langsamer bewegt sich der etwas größere Kern der Eizelle, der keine eigene Strahlung besitzt. Derselbe unterscheidet sich zu dieser Zeit, wie ein Vergleich der Figuren 4 und 5 sofort lehrt, sehr wesentlich von dem Keimbläschen (Fig. 5 *kb*), welches nur einem unreifen Zustand des Eies eigentümlich ist. Er ist beim Seeigel wie überhaupt auch bei allen übrigen Tieren außerordentlich viel kleiner als dasselbe und hebt sich nur als heller, wenig scharf begrenzter Fleck von dem feinkörnigen, weniger durchsichtigen Dotter ab (Fig. 4 *eik*). Infolge wichtiger Veränderungen, die in einem folgenden Abschnitt noch eine besondere Darstellung finden werden, ist er aus einem kleinen, aber physiologisch sehr wichtigen Bruchteil der Substanz des Keimbläschens hervorgegangen, während andere Bestandteile desselben teils aufgelöst teils in anderer Weise ganz aus dem Dotter entfernt worden sind. Er ist daher auch vom Keimbläschen mit Recht durch einen besonderen Namen als „Eikern" unterschieden worden. Wie jenes für die unreife weibliche Keimzelle (Fig. 5) ist dieser für das „Reifei" (Fig. 4) charakteristisch.

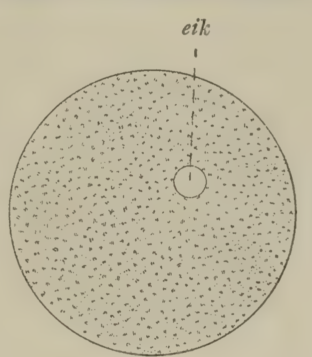


Fig. 4. Reifes Ei vom Seeigel. Es schließt im Dotter den sehr kleinen, homogenen Eikern (*eik*) ein. Nach Oscar Hertwig.

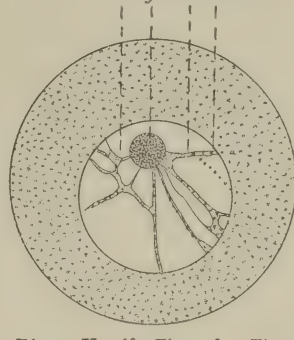


Fig. 5. Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Seeigels mit Keimbläschen. Nach Oscar Hertwig. *km* Kernmembran, *kn* Kernnetz, *kf* Keimfleck, *ks* Kernsaft.

Beide Kerne treffen sich etwa eine Viertelstunde nach Beginn der Befruchtung nahe der Mitte des Eies, legen sich immer fester zusammen und platten sich an der Berührungsfläche gegenseitig so ab, daß der Samenkern dem etwas größeren Eikern wie eine kleine Calotte aufsitzt (Fig. 3, *D eik* u. *sk*); schließlich verschmelzen sie vollständig untereinander zu einem Gebilde, das teils aus väterlicher teils aus mütterlicher Substanz durch Vermischung (Amphimixis) hervorgegangen ist. Das Verschmelzungsprodukt muß daher wieder mit einem besonderen Namen als „Keimkern" oder „Furchungskern" unterschieden werden. Es liegt inmitten einer Strahlungsfigur, welche in der Umgebung des Centrosoms (Fig. 3, *Cc*) entstanden den Samenkern auf seiner Wanderung begleitet und sich jetzt durch die ganze Dottermasse bis an die Oberfläche ausgebreitet hat (Fig. 3, *D*). Mit der Verschmelzung der beiden Kerne ist der Befruchtungsprozeß beendet; durch ihn hat das Ei die Fähigkeit zu seiner Entwicklung erworben, welche gewöhnlich sofort mit

einer neuen Reihe von Erscheinungen beginnt, die als Teilungs- oder Furchungsprozeß in der Entwicklungslehre zusammengefaßt werden.

Verbreitung des Befruchtungsprozesses.

Die Befruchtungsvorgänge, die wir auf den vorausgegangenen Seiten vom Seeigel kennen gelernt haben, sind in den seit ihrer Entdeckung verflossenen drei Jahrzehnten nicht nur von vielen Beobachtern an dem gleichen Objekt bestätigt, sondern auch an den Vertretern zahlreicher anderer Tierformen, bei Cölenteraten, bei vielen Würmern und Mollusken, bei verschiedenen Arthropoden, bei Tunikaten und Wirbeltieren wie bei Amphioxus, bei der Forelle, dem Frosch, dem Triton, der Maus usw. in prinzipiell der gleichen Weise nachgewiesen worden. Es handelt sich daher um allgemein gültige oder gesetzmäßige Erscheinungen für das gesamte Tierreich. So ist denn auch der deduktive Schluß naturwissenschaftlich voll berechtigt, daß der Befruchtungsprozeß in allen den Fällen, in denen er wie im Ei des Menschen, der Beobachtung unzugänglich ist, sich in derselben Weise ebenfalls abspielen wird.

Überfruchtung. Polyspermie.

Was wir bisher besprochen haben, ist die Befruchtung in ihrem normalen Verlauf; sie kann aber auch in dieser und jener Weise gestört werden und dann zu Erscheinungen führen, die als Überfruchtung oder Polyspermie bekannt sind. Polyspermie kann bei Eiern beobachtet werden, bei denen schon längere Zeit seit ihrer Reife verflossen und dadurch ein Zustand eingetreten ist, den man Überreife nennt, ferner aber auch bei Eiern, die unter anormale Bedingungen vor und während der Befruchtung geraten sind. Der Experimentator hat hier Gelegenheit, Polyspermie durch die verschiedenartigsten Eingriffe willkürlich hervorzurufen. Er kann zum Beispiel, was am meisten von allgemeinem Interesse sein wird, Eier, die zur Vornahme experimenteller Eingriffe geeignet sind, wie solche der Seeigel, in einen narkoseartigen Zustand versetzen mit den Mitteln, welche das Nervensystem des Menschen betäuben, wie Chloralhydrat, Kokain, Morphium usw. Wenn geringe Dosen dieser Narkotika zu Seewasser hinzugesetzt werden, in welchem sich Seeigeleier befinden, so genügen schon wenige Minuten, um in ihnen eine Art Narkose hervorzurufen. Dies zeigt sich sofort, wenn man sie in reines Seewasser zurückbringt und dann mit frischem Samen befruchtet. Denn von den Samenfäden, die sich der Oberfläche eines Eies nähern, dringen anstatt eines, jetzt zwei, drei und noch mehr ein. An verschiedenen Stellen sieht daher der Beobachter in kurzen Intervallen hintereinander zwei, drei und mehr Empfängnishügel in der Dotterrinde entstehen und ebensoviel Strahlenfiguren im Protoplasma gebildet werden, in deren Mittelpunkten die Köpfe der eingedrungenen Samenfäden liegen. Wodurch ist diese Abweichung vom normalen Verlauf bedingt worden? Die Erklärung für sie möchte wohl folgende sein. Durch die Narkotika ist die Erregbarkeit (Irritabilität) des Protoplasma in verschiedenem Maße herabgesetzt worden. Das Ei reagiert daher nicht mehr sofort auf den Reiz des zuerst eindringenden Samenfadens durch die Abscheidung einer Dotterhaut; noch ein zweiter, ein dritter Samenfaden und so fort erhalten dadurch Gelegenheit sich am Ei anzusetzen und einzubohren, bis infolge der verstärkten Reizung die verspätete Bildung der Dotterhaut doch noch

erfolgt und ein weiteres Eindringen unmöglich macht. Wie fortgesetzte Beobachtung lehrt, entwickeln sich zwar überfruchtete Eier noch eine Zeitlang weiter, liefern aber ganz abnorme Produkte, die sehr frühzeitig zugrunde gehen. Infolge der zahlreichen Samenkerne, die sich im Dotter neben dem Eikern befinden, entstehen von Anfang an irreguläre Kernteilungsfiguren und an Stelle normaler Zellteilungen unregelmäßige Zerklüftungen des Dotters (Knospenfurchung), die schließlich zu vollständigem Zerfall führen.

Durch den Verlauf der Polyspermie wird somit bestätigt, was wir gleich am Anfang hervorgehoben haben, daß die normale Befruchtung nur von einem einzigen Samenfaden ausgeführt wird. Zum Schluß fassen wir daher auf Grund der mitgeteilten Tatsachen, die eine Errungenschaft der letzten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts sind, das Wesen der Befruchtung in die kurzen Sätze zusammen:

„Die biologische Theorie der Befruchtung."

Die Befruchtung hat zur Aufgabe, die Vereinigung zweier Zellen herbeizuführen, die von einem weiblichen und einem männlichen Individuum der gleichen Art abstammen und in ihrer Verbindung die Anlage für ein neues Geschöpf liefern, das Eigenschaften von beiden Erzeugern darbietet. Der wichtigste Vorgang bei der Zellverschmelzung ist aber offenbar die Vereinigung, oder um einen Ausdruck von Weismann zu gebrauchen, die Amphimixis von Ei- und Samenkern. Zur Erfüllung dieser Aufgabe sind die beiderlei Geschlechtszellen während ihrer Entstehung in den weiblichen und männlichen Keimdrüsen in verschiedener Weise gleichsam vorbereitet und nach dem Gesetz der Arbeitsteilung in entgegengesetzter Richtung differenziert worden. Die Eizelle ist mit einer großen Masse von Nährmaterial beladen worden, durch welches allein ein rascher Ablauf der ersten Entwicklungsprozesse ermöglicht wird; sie ist daher groß und unbeweglich geworden. Damit aber unter diesen Umständen eine Befruchtung noch zustande kommen kann, mußte die männliche Zelle klein und beweglich und zum Eindringen in das kuglige Ei geeignet werden. Die so grundverschiedene Beschaffenheit der weiblichen und der männlichen Keimzellen findet so ihre einfache Erklärung aus der entgegengesetzten Natur der Aufgaben, die sie als die Grundlagen eines auf geschlechtlicher Zeugung beruhenden Entwicklungsprozesses übernommen haben.

Streit der Ovisten und Animalkulisten.

Durch „die biologische Theorie der Befruchtung" ist jetzt auch ein befriedigender Abschluß für eine alte Streitfrage gewonnen worden, welche einst während mehrerer Jahrhunderte zwischen der Schule der Ovisten und der Animalkulisten bestanden und eine große Rolle in der Geschichte der Wissenschaften gespielt hat. Mit Befriedigung aber muß es uns noch jetzt erfüllen, wenn wir an die Gedankenarbeit der großen Naturforscher vergangener Zeiten anknüpfend klar erkennen können, wie auf beiden Seiten Wahrheit und Irrtum verteilt waren, und warum damals eine Vereinigung der beiden entgegengesetzten Standpunkte nicht möglich war. Daß die in der alten Zeit unlösbare Streitfrage der Ovisten und der Animalkulisten entstehen konnte, lag wesentlich in dem Dogma der Präformation, welches aufgebaut auf dem Boden kirchlicher Überlieferungen das 16. bis 18. Jahrhundert beherrscht hat.

Nach der Lehre der Präformation, welcher so hervorragende Forscher wie Swammerdam, Harvey, Leibniz, Spallanzani, Haller, Bonnet u. a. anhingen, stellt der Keim eines neuen Geschöpfes nichts anderes dar, als ein vollständiges, nur außerordentlich verkleinertes Miniaturbild desselben. Im unbebrüteten Hühnerei z. B. sollte nach dieser Vorstellung schon von Anfang an ein wirkliches Küchelchen mit allen seinen Organen, mit Herz, Darmkanal, Drüsen usw. enthalten sein, nur in einer für uns nicht erkennbaren Weise, weil alle Teile anfangs unendlich klein und eben deswegen zugleich auch durchsichtig sein sollten.

Nach dieser Auffassung ist die Entwicklung eines Tieres nur ein Wachstumsprozeß, bei welchem die schon im kleinen vorhandenen Organe nur größer und größer werden. Anfangs betrachteten die Anhänger der Präformationstheorie das Ei als das präformierte Geschöpf, da man ja dasselbe direkt aus ihm entstehen sah. Der berühmte Harvey hat solcher Vorstellung in dem bekannten Satz: Omne vivum ex ovo, einen kurzen Ausdruck gegeben. Ein Zweifel an seiner Richtigkeit konnte indessen später auftauchen, als Leeuwenhoek, der erste Mikroskopiker seiner Zeit, in der Samenflüssigkeit mit Hilfe selbst angefertigter Vergrößerungsgläser bewegliche Körperchen, die Spermatozoen, im Jahre 1677 entdeckte. Und da diese wegen ihrer wurmförmigen Gestalt und wegen ihrer Fähigkeit, durch Bewegung den Ort zu verändern, eine viel größere Ähnlichkeit mit Lebewesen darbieten, als die großen kugeligen Eier, die selbst erst, um sich entwickeln zu können, der Befruchtung durch den Samen bedürfen, so kam ihm der an sich naheliegende Gedanke, daß nicht die Eier, sondern die Spermatozoen die wahren Miniaturgeschöpfe sind. Nun bedurfte es nur noch weniger Zutaten, um die Hypothese der Animalkulisten als Gegenstück zu derjenigen der Ovisten fertig auszubilden. Wenn die Ovisten die Samenflüssigkeit nur als ein Reiz- und Nährmittel, um das Miniaturgeschöpf im Ei zum Wachstum zu bringen, betrachteten, so kehrten die Animalkulisten den Sachverhalt jetzt einfach um; sie erblickten im Ei nur den geeigneten Nährboden für das Wachstum des Samenfadens und ließen denselben in das Ei einfach hineinschlüpfen, obwohl sie einen derartigen Vorgang zur damaligen Zeit nicht hatten beobachten können. Leeuwenhoek selbst hat sich vergeblich um seinen Nachweis bemüht.

Die Lehre der Animalkulisten, welcher sich auch der berühmte Leibniz anschloß, geriet übrigens bald in der Wissenschaft in Mißkredit. Teils lag dies an den phantastischen Übertreibungen, in welche dilettantenhafte Naturforscher verfielen. So verstieg sich ein Schriftsteller, der unter dem angenommenen Namen Dalenpatius schrieb, zu der kühnen Behauptung, daß er die Häutung eines menschlichen Samenfadens unter dem Vergrößerungsglas direkt habe verfolgen können, und er lieferte als Beweis hierfür eine Abbildung eines so frisch gehäuteten Miniaturmenschen, an welchem er den noch von der Hülle bedeckten Kopf und die eben frei gewordene Brust, Arme und Beine im kleinen darstellte (Fig. 6). Hartsoeker aber lieferte zur Hypothese Leeuwenhoeks eine Illustration (Fig. 7), in welcher er in das jetzt Kopf genannte Stück des Samen-

fadens einen menschlichen Embryo mit zusammengeschlagenen Extremitäten einzeichnete, den kontraktilen Faden aber zur Nabelschnur machte, durch welche der Samenfaden, wenn er ins Ei geschlüpft ist, den Inhalt desselben zu seiner Ernährung aufsaugt. Ihren Todesstoß aber erlitt die Hypothese, als durch Bonnet die Parthenogenese entdeckt und durch ihn der Beweis geliefert wurde, daß auch ohne Befruchtung, also ohne den Zutritt eines Samentierchens, sich das Ei zu einem Geschöpf entwickelt und daß es daher mehr als ein bloßes Nahrungsmittel ist. So kam denn die Zeit, wo unter der Herrschaft der Ovisten die Spermatozoen für parasitische Geschöpfe des Samens, vergleichbar den Infusorien in faulenden Flüssigkeiten, gehalten wurden.

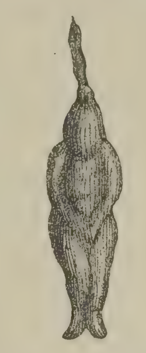


Fig. 6. Ein menschlicher Samenfaden nach der Häutung. Phantasiebild von DALENPATIUS.

Wenn wir jetzt von dem Standpunkt unserer neu gewonnenen Erkenntnis des Befruchtungsprozesses aus die sich widersprechenden Lehren der Ovisten und der Animalkulisten beurteilen und sie zu verstehen uns bemühen, so sehen wir Wahrheit und Irrtum auf beiden Seiten in eigenartiger Mischung verteilt, und begreifen zugleich, daß die alten Naturforscher in das Wesen der Befruchtung zu ihrer Zeit nicht tiefer einzudringen vermochten, nicht nur weil ihnen die Vorstellung vom elementaren Aufbau der Organismen, vor allem auch der Begriff der Zelle als einer niederen Lebenseinheit noch ganz fehlte, sondern auch weil sie in dem Dogma der Präformation in einer die vorurteilslose Beobachtung hemmenden Weise befangen waren. Denn wie ich in einem in St. Louis gehaltenen Vortrag über die Probleme der Zeugungs- und Vererbungslehre schon bemerkt habe, „der Gedanke der Verschmelzung zweier Organismen zu einer neuen Einheit, durch welchen der Hauptstreitpunkt der beiden sich bekämpfenden Schulen in einfacher und der Wirklichkeit entsprechenden Weise würde beseitigt worden sein, konnte den Anhängern der Präformationstheorie nicht in den Sinn kommen. Denn wenn die Keime schon die Miniaturgeschöpfe sind, zusammengesetzt aus vielen Organen, wie sollte es möglich sein, daß sie sich paarweise zu einem einheitlichen Organismus verbinden und gleichsam mit ihren Organen und Geweben in eins zusammenfließen?"



Fig. 7. Schema eines menschlichen Samenfadens nach der Auffassung der Animalkulisten. Nach HARTSOEKER.

Unter der Herrschaft der Präformationstheorie konnte es nur heißen: Entweder das Ei oder der Samenfaden ist das präformierte Geschöpf. Das eine schloß das andere aus. Für uns dagegen, die wir wissen, daß die Keime abgelöste Zellen der Eltern, also relativ einfache Elementarorganismen sind, trägt die Vorstellung der Amphimixis keine derartigen Schwierigkeiten in sich. Und im übrigen handelt es sich ja für uns auch um feste Tatsachen. Können wir doch die Vereinigung einer

weiblichen und einer männlichen Zelle und sogar die Vereinigung ihrer einzelnen Bestandteile, besonders ihrer Kerne und der in ihnen eingeschlossenen Substanzen, direkt unter dem Mikroskop verfolgen.

Mit der Erkenntnis der Möglichkeit einer Amphimixis wird zugleich die Erscheinung, daß die Kinder ihren beiden Erzeugern gleichen, eine Tatsache, für welche die Naturforscher bis ins 19. Jahrhundert hinein keine rechte Erklärung zu geben wußten, unserem Verständnis näher gerückt. Die Kinder gleichen beiden, weil sie aus der Substanz von Vater und Mutter oder mit anderen Worten, aus der Vereinigung einer väterlichen und einer mütterlichen Anlage hervorgegangen sind. An die Stelle der Miniaturgeschöpfe in der alten Lehre der Präformation ist jetzt in der biologischen Wissenschaft der Begriff der Anlage getreten, welche in der stofflichen Zusammensetzung und Organisation der Zelle, speziell der Ei- und Samenzelle, gegeben ist.

Begriff der Zelle als Anlage.

Gehen wir daher an dieser Stelle auf den modernen Begriff „der Zelle als Anlage" in einigen Sätzen etwas näher ein. Er führt uns auf einen Vorstellungskreis, nach welchem wir auch die Keimzellen als wahre Wunderwerke der natürlichen organischen Schöpfung betrachten müssen. In der Tat, bei tieferem Nachdenken können Ei- und Samenzelle nichts weniger als einfache Klümpchen einer homogenen, strukturlosen Protoplasmamasse sein, wie es so häufig bemerkt worden ist, in der Absicht, die Entwicklung als einen chemisch-physikalischen Naturprozeß, der mit dem einfachsten Ausgangsmaterial beginnt, dem Laien darzustellen und verständlich zu machen. Vor einer solchen Ansicht muß uns schon die einfache logische Überlegung schützen, daß alle die zahllosen pflanzlichen und tierischen Lebewesen das Anfangsstadium ihrer Entwicklung als Zellen beginnen und daß schon auf diesem Anfangsstadium bis in das feinste Detail im voraus darüber entschieden ist, was für eine Art Lebewesen mit seinen Stammes-, Klassen-, Familien-, Spezies- und selbst individuellen Eigenschaften aus jeder Zelle entstehen wird. Denn darüber kann doch nicht der allergeringste Zweifel herrschen, daß, wenn die Keimzellen auch zu ihrer Entwicklung von außen her Stoff und Kraft notwendigerweise beziehen müssen, doch nicht von außen her über die Eigenart der aus ihnen entstehenden Lebewesen entschieden wird. Vielmehr tragen die Keimzellen ihre Eigenart durch die Abstammung von spezifisch gestalteten Eltern bereits in ihrer Anlage oder ererbten Organisation in sich. Wenn in einem Brutschrank nebeneinander ein Hühner-, ein Enten- und ein Gänseei unter genau den gleichen äußeren Bedingungen, bei derselben Feuchtigkeit und Wärme und in der gleichen Atmosphäre bebrütet werden, so wird niemand auch nur den geringsten Zweifel von vornherein darüber hegen, welche Vogelart aus jedem Ei auskriechen wird. Da nun für alle drei die äußeren Entwicklungsbedingungen genau die gleichen sind, so kann einzig und allein in der von vornherein gegebenen Anlage der drei Zellen die Ursache für die zahllosen Verschiedenheiten liegen, durch welche Huhn, Ente und Gans in jedem einzelnen Organ, in jedem Gewebe, wie z. B. in der Zahl, Größe, Anordnung, Struktur und Färbung ihrer Federn, voneinander abweichen.

Die „Artzelle".

Durch dergleichen Erwägungen bin ich in meiner allgemeinen Biologie dazu geführt worden, den Begriff der „Artzelle" aufzustellen, das heißt einer Zelle, in deren feinerer Organisation die wesentlichen Eigenschaften der Art als Bestimmungsstücke, übersetzt in das System von Zelleneigenschaften, enthalten sind(3). Demgemäß sind auch die Artzellen ebensogut wie die fertig ausgebildeten Lebewesen schon die Repräsentanten der Spezies, deren wesentliche Charaktere in ihnen auf die einfachste Formel gebracht sind. Auch sie besitzen schon als Träger der Arteigenschaften eine komplizierte Organisation, welche ebensogut wie das in seinen Organen differenzierte Individuum das Endprodukt eines außerordentlich langen phylogenetischen Entwicklungsprozesses darstellt. Schon die Artzellen sind, wenn wir uns eines Ausdrucks von Boveri bedienen, historische Organismen. Wir haben in den Artzellen eine ungeheure Fülle von verschiedenen Organisationen vor uns, die wir mit unseren Sinnen wahrzunehmen zurzeit außerstande sind. Auch die mikroskopische Untersuchung mit den stärksten Linsen verschafft uns kein Bild von den Merkmalen, durch die sich weibliche und männliche Keimzellen der einzelnen Spezies voneinander unterscheiden müssen. Doch kann uns hier die Überlegung leiten, daß die bis jetzt beschriebenen Tierarten schon mehr als eine halbe Million betragen, daß mehrere Hunderttausend verschiedener Pflanzenspezies existieren, daß ferner viele Pflanzen- und Tierarten in zahlreichen Rassen, Varietäten und reinen Linien auftreten und mit verwandten Arten eine bunte Fülle von Mischlingen bilden können und daß dementsprechend groß auch die Zahl der Keimzellen ausfallen muß, die sich durch Verschiedenheiten ihrer Organisation voneinander unterscheiden. Kann eine derartige Überlegung es für uns noch zweifelhaft sein lassen, daß schon die „einfache Zelle" mancher Autoren in Wirklichkeit eine Form des Lebens ist, die eine unser Denkvermögen übersteigende Fülle von Verschiedenheiten höheren und niederen Grades besitzen muß?

Mendelismus.

In der Neuzeit beginnt sich eine Forschungsrichtung zu entwickeln, welche in das unseren Sinnen noch unzugängliche Gebiet mit Hilfe des biologischen Experimentes tiefer einzudringen versucht. Sie ist vor Jahrzehnten zuerst von dem Augustinerpater Mendel(4) begründet worden, so daß sie ihm zu Ehren häufig als „Mendelismus" bezeichnet wird. Sie versucht, worüber an anderer Stelle dieses Werkes Näheres berichtet wird, in die Gesetze der Vererbung einzudringen, und zwar durch das Studium der Eigenschaften pflanzlicher und tierischer Bastarde und ihrer Nachkommenschaft in mehreren Generationen. Wer sich mit der Bastardierung von Vertretern zweier Varietäten, Rassen oder selbst näher verwandter Arten beschäftigt, wird sich bald überzeugen, daß der aus solcher illegitimen Verbindung entsprungene Mischling Eigenschaften von beiden Eltern erbt, und daß er hierbei bald in diesem Punkt mehr der Mutter, in jenem dem Vater gleicht. Was aber noch wichtiger ist, auch solche Eigenschaften von Vater und Mutter, die im Bastard zu fehlen scheinen oder nicht zur Entwicklung gekommen sind, müssen noch in ihm in irgendeiner Weise verborgen oder, wie man sagt, „als latente Anlagen" vorhanden sein. Denn wenn man aus der ersten Bastardgeneration durch Inzucht eine zweite und dritte

Generation gewinnt, so fallen diese Nachkommen nach einem festen, von Mendel zuerst ermittelten Zahlenverhältnis voneinander verschieden aus; ein Teil trägt genau wieder den Charakter der elterlichen Bastarde, ein zweiter Teil dagegen gleicht vollständig der Großmutter, ein dritter dem Großvater; also zeigt er zum Teil jetzt Eigenschaften, welche die Bastardeltern selbst nicht als sichtbare Merkmale, sondern nur als latente von den Stammeltern ererbte Anlagen besessen haben. Da nun die Übertragung oder die Vererbung von Eigenschaften der Eltern auf die Kinder durch die Vermittlung der weiblichen und männlichen Keimzellen geschieht, so müssen dieselben einander als Erbschaftsträger gleichwertig oder äquivalent sein, indem das Ei alle Eigenschaften der Mutter, der Samenfaden alle Eigenschaften des Vaters auf das Mischprodukt als Anlagen überträgt.

Mit dieser auf Beobachtung fundierten Tatsache verbinden die Mendelianer die Vorstellung, die sich jedenfalls als Mittel der Verständigung sehr empfiehlt, daß bei der Befruchtung korrespondierende mütterliche und väterliche Merkmale, die als Anlagen durch die Keimzellen auf das Zeugungsprodukt übertragen werden, sich in diesem zu Anlagepaaren vereinen. Für den Fall, daß in einem Paare die von dem Vater und die von der Mutter herrührende Anlage verschieden sind, kann die eine sich im Entwicklungsprozeß zu einem sichtbaren Merkmal entfalten, die andere aber unterdrückt oder an der Entfaltung durch irgendeinen Umstand verhindert werden; die eine wird daher als die dominierende, die andere als die latente oder rezessive Anlage unterschieden. Diese kann dann aber in einer Enkelgeneration aus später zu besprechenden Gründen wieder zur Entfaltung gelangen.

Idioplasmatheorie von Nägeli.

Wenn wir an der Vorstellung festhalten, die durch die Studien der Vererbungserscheinungen wohlbegründet ist, daß die beiderlei Keimzellen in bezug auf die Vererbung elterlicher Eigenschaften einander durchaus gleichwertig sind, so scheint in einem offenbaren Widerspruch hierzu die Tatsache zu stehen, daß das Ei mit tausend- und millionenmal mehr Substanz als der Samenfaden an dem Entwicklungsprozeß des kindlichen Organismus beteiligt ist. Hier liegt offenbar ein Verhältnis vor, das der Erklärung bedarf. Der berühmte Botaniker Nägeli(5) hat das Problem zuerst aufgeworfen und in seinem gedankenreichen Werk: „Die mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre" den Versuch einer Erklärung durch Aufstellung seiner vielumstrittenen Idioplasmatheorie gemacht. In ihr unterscheidet er an den weiblichen und männlichen Keimzellen zwei verschiedene Substanzen, ein Idioplasma, das im Ei- und Samenfaden in gleicher Menge vertreten ist, und ein Ernährungsplasma, welches im Ei in mehr oder minder großer Masse angehäuft ist. Das Idioplasma bezeichnet er als die Substanz, durch welche die erblichen Eigenschaften von Vater und Mutter als Anlagen auf das Kind übertragen werden, welche Ansicht er in folgender Weise zu begründen sucht: „Idioplasma und gewöhnliches Plasma" — so heißt es in seinem Buch — „habe ich als verschieden angegeben, weil mir dies der einfachste und natürlichste Weg scheint, um die ungleichen Beziehungen der Plasmasubstanzen zu den erb-

lichen Anlagen zu begreifen, wie sie bei der geschlechtlichen Fortpflanzung deutlich werden. An die befruchtete und entwicklungsfähige Eizelle hat die Mutter hundert- oder tausendmal mehr Plasmasubstanzen, in denselben aber keinen größeren Anteil an erblichen Eigenschaften geliefert als der Vater. Wenn das unbefruchtete Ei ganz aus Idioplasma bestände, so würde man nicht begreifen, warum es nicht entsprechend seiner Masse in dem Kinde wirksam wäre, warum dieses nicht immer in ganz überwiegendem Grade der Mutter ähnlich würde. Besteht die spezifische Eigentümlichkeit, das Idioplasma in der Anordnung und Beschaffenheit der Mizelle, so läßt sich eine gleich große Erbschaftsübertragung nur denken, wenn in den bei der Befruchtung sich vereinigenden Substanzen gleich viel Idioplasma enthalten ist."

So wenig gegen den logischen Gedankengang von Nägeli einzuwenden ist, so liegt doch eine große Schwäche der Theorie darin, daß von ihrem Urheber auch nicht der geringste Versuch gemacht worden ist zu entscheiden, was in den Keimzellen Idioplasma und was Ernährungsplasma ist. Auch hier bleibt Nägeli vollständig auf dem Boden der Hypothese stehen. Ausgehend von seiner Mizellartheorie läßt er das Idioplasma aus Mizellen zusammengesetzt sein, die in gesetzmäßiger fester Verbindung zu Fäden aneinander gereiht sind und ein mikroskopisch unsichtbares Netzwerk bilden, das sich durch den ganzen Zellkörper ausbreitet, für das dazwischen gelegene Ernährungsplasma dagegen nimmt er einen großen Wasserreichtum und einen lockeren Zusammenhang zwischen den Mizellen an.

Auf einen festen Grund und Boden ist die Idioplasmatheorie erst durch die mikroskopische Untersuchung des Befruchtungsprozesses und den hier geführten Nachweis gestellt worden, daß in der Tat eine Substanz, welche eine hervorragend wichtige Rolle im Entwicklungsprozeß spielt und allen von der Hypothese gestellten Anforderungen entspricht, in den Kernen von Ei und Samenfaden in äquivalenter Menge enthalten ist. So konnte denn die Idioplasmatheorie mehr und mehr ihres hypothetischen Charakters entkleidet, an der Hand von Beobachtungstatsachen auf ihren Wert geprüft und für die Wissenschaft erst eigentlich nutzbar gemacht werden. Eine weitere Begründung dieses neuen Standpunktes kann aber mit Vorteil erst gegeben werden, wenn wir uns im nächsten Abschnitt zuvor mit der Entstehung von Ei und Samenzelle und vor allen Dingen mit den viel untersuchten Vorgängen, die man als ihren Reifeprozeß und als die Reduktionsteilung bezeichnet, in den wesentlichen Grundzügen bekannt gemacht haben.

3. Ei- und Samenbildung. (Ovo- und Spermiogenese.)

Bei ihrer Entstehung und Ausbildung in Eierstock und Hoden bieten die Keimzellen schon sehr frühzeitig Veränderungen dar, durch welche sie sich von allen übrigen Gewebszellen unterscheiden und auf ihre zukünftige Bestimmung gewissermaßen vorbereiten. Ein vorzügliches Untersuchungsobjekt (6) hierfür geben die Geschlechtsprodukte von *Ascaris megalocephala* ab, welche auch für das Studium der Befruchtung schon im vorausgegangenen Abschnitt

Ei- u. Samenbildung.

mit in erster Reihe empfohlen wurden. Mit Umgehung aller strittigen Fragen, die auf dem so viel bearbeiteten Forschungsgebiet noch in großer Zahl bestehen, müssen wir uns, da die Darstellung auf einen weiteren Leserkreis Rücksicht zu nehmen hat, auf das Notwendigste und Wesentlichste beschränken.

Das Wesentliche besteht in sehr auffälligen und eigentümlichen Veränderungen, welche das Chromatin in den Kernen der Samenmutterzelle (Spermatozyte) und der ihr entsprechenden Eimutterzelle (Ovozyte) in einer Reihe aufeinanderfolgender Stadien erfährt. Wie bei einer gewöhnlichen Zellteilung beginnt sich das Chromatin, das während des sogenannten Ruhestadiums des Kernes in Körnchen und Strängen im Saftraum ausgebreitet ist, auf wenige große, fadenförmige Chromosomen zu verteilen. Ihre Zahl ist bei Ascaris megalocephala bivalens im Vergleich zu anderen Tieren eine sehr geringe und beträgt nur vier. Nach ihrer Entstehung ordnen sich die Chromosomen in einer Weise, die noch nicht über allen Einwand festgestellt ist, zu zwei Paaren an und beginnen sich zugleich wie im Verlauf einer Karyokinese ihrer Länge nach in zwei Tochterchromosomen zu spalten. Infolgedessen sind zwei Verhältnisse geschaffen, wie sie im Lebenszyklus gewöhnlicher Gewebszellen nicht beobachtet werden; erstens bilden die Chromosomen zwei Vierergruppen oder Tetraden, in denen sie durch eine protoplasmatische Substanz (Linin) untereinander verbunden sind, eine Anordnung, die nur diesem bestimmten Stadium in der Oo- und Spermiogenese (Fig. 9 *A*, *ch* u. 8 *A*, *ch*) eigentümlich ist, und zweitens ist infolge der Spaltung ihre Zahl auf das Doppelte (von 4 auf 8) vermehrt, wie es bei Gewebszellen erst kurz vor der Teilung, bei der Umwandlung des Muttersterns in die beiden Tochtersterne, geschieht. (Man vergleiche hierüber den Abschnitt über Karyokinese.) Im weiteren Verlauf findet dann auch diese bemerkenswerte Anordnung der chromatischen Substanz in Vierergruppen darin ihre Erklärung, daß am Ende der Spermiogenese und Oogenese gleich zwei Teilungen anstatt einer rasch aufeinander folgen und daß zwischen ihnen das Ruhestadium des Kerns ausfällt, während nach einer gewöhnlichen Karyokinese sich sonst immer wieder ein bläschenförmiger Ruhekern ausbildet. Man kann daher wohl sagen, daß durch die Anordnung in Tetraden die chromatische Substanz vom Kern der Ei- und Samenmutterzelle frühzeitig auf eine doppelte Teilung im voraus vorbereitet worden ist.

Spermiogenese. Auch sonst noch bietet die Samen- und Eireifung im einzelnen interessante Besonderheiten dar, die an der Hand der beiden Schemata (Fig. 8 u. 9) kurz besprochen werden sollen. In den Samenmutterzellen, die erheblich kleiner als die dotterreichen Eier sind (Fig. 8 *A*), liegt der bläschenförmige Kern (*k*) mit den beiden Vierergruppen (*ch*) in der Mitte und behält diese Lage auch bei, wenn er sich bei Beginn der Karyokinese in eine Spindel umwandelt (Fig. 8 *B*, *sp* u. *ch*). Die in ihrer Mitte angeordneten beiden Vierergruppen lassen hierauf eine jede ihre Chromosomen in zwei Hälften (Fig. 8 *C*) trennen, die aus Paaren oder Dyaden (*ch*) zusammengesetzt sind. Während die Paare nach den Enden der Spindel auseinanderweichen, wird die Mutterzelle durch eine zur Spindelachse senkrecht gestellte und sie in der Mitte schneidende Teilebene (Fig. 8 *D*)

in zwei gleichgroße Tochterzellen (*tz*) zerlegt, deren jede vier zu Paaren verbundene Chromosomen (*ch*) erhält. Diese ordnen sich sofort ohne Zwischenschaltung eines Ruhestadiums auf einer zweiten neuentstandenen Spindel an (Fig. 8 *E*); wieder weichen die Chromosomen in den Zweiergruppen in entgegengesetzten Richtungen auseinander (Fig. 8 *F*) und werden, indem abermals eine Teilebene zwischen ihnen die Tochterzelle halbiert, auf je zwei Enkelzellen (Fig. 8 *G*) verteilt, die dann nur noch zwei Chromosomen, eins von jeder Zweiergruppe, besitzt. Auf diese Weise sind aus der Samenmutterzelle (Spermatozyte) (Fig. 8 *A*) durch doppelte Teilung vier gleichgroße Enkelzellen (Spermatiden) (Fig. 8 *G* u. *H*.) hervorgegangen, die sich in die ursprünglich in Vierergruppen angeordneten acht Chromosomen genau geteilt und daher je zwei erhalten haben, von jeder Vierergruppe ein Element. Zuletzt wird die Samenbildung dadurch vollendet, daß die vier Samenzellen (Spermatiden) sich allmählich zu den reifen Samenkörperchen (Spermatosomen) (Fig. 8 *J*) umwandeln. Diese besitzen bei Ascaris nicht die charakteristische Fadenform wie bei den meisten Tieren, sondern mehr die Gestalt eines Kegels oder einer Spitzkugel. Bei der Umwandlung verschmelzen die beiden Chromosomen der Spermatiden

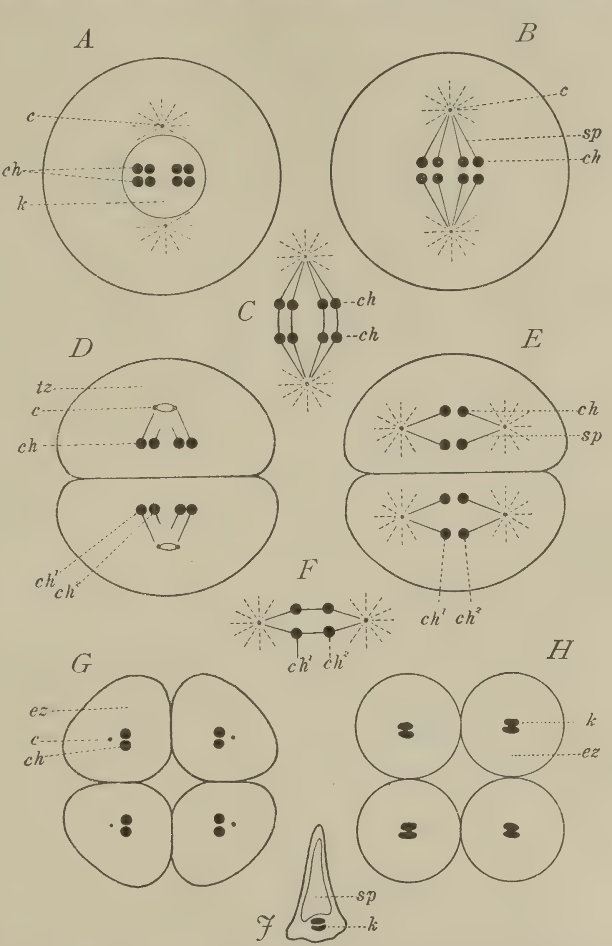


Fig. 8. Schema der Samenbildung (Spermatogenese) von Ascaris megaloceph. bivalens. Nach O. Hertwig. Entwicklung der Samenkörper aus der Samenmutterzelle (Spermatozyte). *A* Samenmutterzelle mit zwei Vierergruppen (*ch*) (Tetraden) im Kern (*k*), *c* Zentrosom mit Strahlung. *B* Dieselbe im Teilstadium mit Spindel (*sp*) und zwei Vierergruppen (*ch*). *C* Spindel eines nächstfolgenden Stadiums, auf dem sich jede Tetrade in zwei Chromosomenpaare (Dyaden) gesondert hat. *D* Zwei aus Teilung der Samenmutterzelle entstandene Tochterzellen (*tz*), Präspermatiden Waldeyers, von denen jede die halbe Spindel mit zwei Chromosomenpaaren (Dyaden) einschließt. Das Zentrosom hat sich wieder in zwei Tochterzentrosomen geteilt, zwischen denen sich eine neue kleine Spindel anlegt. *E* Die neue Spindel (*sp*) in jeder Präspermatide hat sich vergrößert und in ihrer Mitte die beiden Chromosomenpaare (ch^1 und ch^2) aufgenommen. *F* An der Spindel haben sich die Chromosomen (ch^1 und ch^2) jedes Paares voneinander getrennt und den beiden Spindelpolen genähert. *G* Die beiden Präspermatiden haben sich in vier Enkelzellen (*ez*) der Spermatozyte oder in die vier Spermatiden geteilt. Von diesen birgt jede nur zwei Chromosomen [ein Element von jeder Vierergruppe der Figur A und ein Zentrosom (*c*)]. *H* Die zwei Chromosomen der Spermatiden (*ez*) platten sich aneinander ab und bilden schließlich einen kleinen kompakten, kugeligen Kern (*k*). *J* Jede Spermatide wandelt sich in einen Samenkörper (*sp*) von der Form einer Spitzkugel um (*k* = Kern).

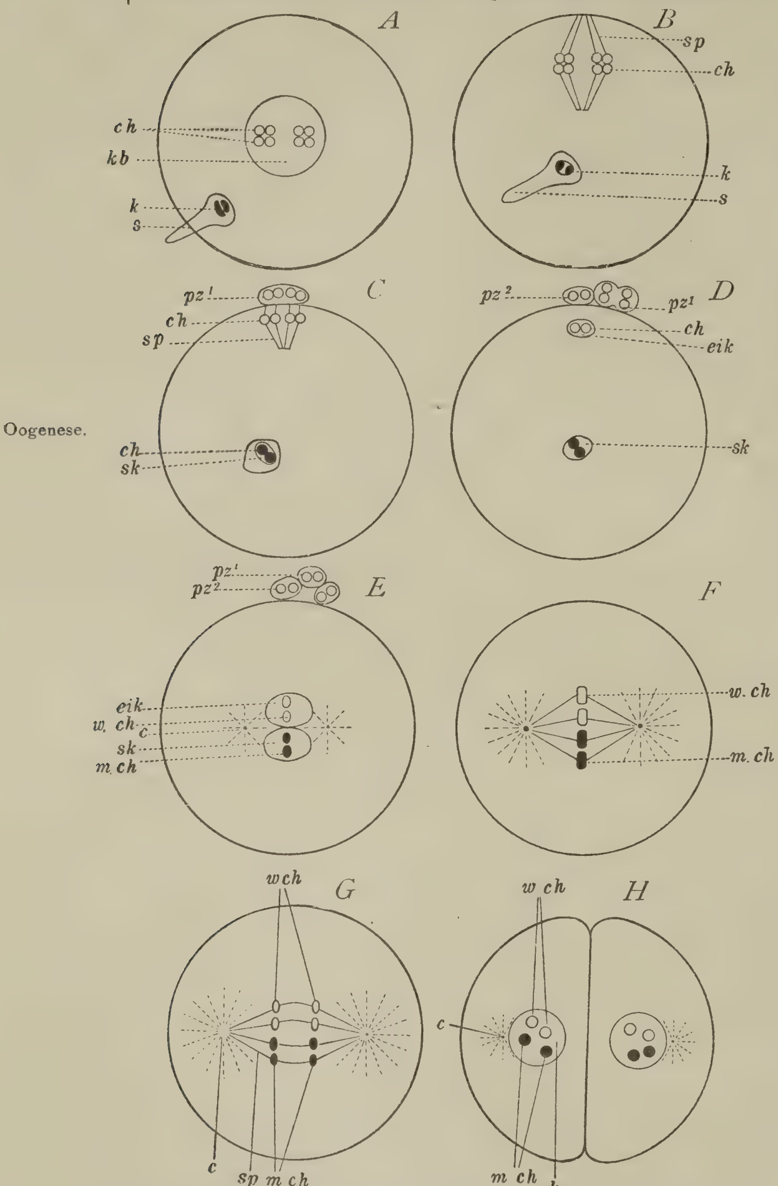


Fig. 9 *A—H*. Acht Stadien vom Befruchtungsprozeß, der Bildung der Polzellen und der ersten Teilung des Eies von Ascaris megaloc. bival. Nach O. Hertwig. *A* Keimbläschen (*kb*) mit zwei Vierergruppen (Tetraden) von Chromosomen (*ch*), die zur Unterscheidung von den Chromosomen männlicher Herkunft als helle Kreise gezeichnet sind. Samenkörper (*s*) mit zwei schwarz gezeichneten Chromosomen. *B* Erste Richtungsspindel (*sp*) mit zwei Vierergruppen (*ch*). Samenkörper (*s*) mit zwei Chromosomen. *C* Bildung der ersten Polzelle (*pz*¹) und Entfernung von zwei Chromosomen jeder Vierergruppe. Aus dem Samenkörper entsteht der Samenkern (*sk*). *D* Bildung der zweiten Polzelle (*pz*) und des Eikerns (*eik*), der von jeder Dyade der zweiten Polspindel je ein Chromosom enthält (*ch*). *E* Annäherung von Ei- und Samenkern (*eik, sk*), deren Chromosomen zur Unterscheidung als helle und schwarze Kreise (*w.ch* und *m.ch*) dargestellt sind, *c* Zentrosom. *F* Befruchtetes Ei mit erster Teilspindel, deren vier Chromosomen zur Hälfte (*w.ch*) vom Eikern, zur andern Hälfte (*m.ch*) vom Samenkern abstammen. *G* Die weiblichen (*w.ch*) und die männlichen Chromosomen von *F* haben sich der Länge nach gespalten und sind in zwei Gruppen von Tochterchromosomen auseinander gewichen (*sp* Spindel, *c* Zentrosom). *H* Die beiden Teilhälften des Eies enthalten Tochterkerne, deren vier Chromosomen zur Hälfte vom Eikern (*w.ch*), zur Hälfte vom Samenkern (*m.ch*) abstammen.

zu einem kleinen, kompakten, kugeligen Kern, in dem wahrscheinlich auch das Centrosom der letzten Teilungsfigur, die Grundlage für das bei der Befruchtung wieder auftauchende Centrosom, mit eingeschlossen ist.

Oogenese.

Bei der Eireife (Fig. 9 *A—H*) spielen sich im Kern genau dieselben Vorgänge, wie sie oben beschrieben wurden, ab, aber die vier Zellen, die hierbei entstehen, fallen in ihrer Größe außerordentlich verschieden aus. Infolgedessen bieten hier die Reifeteilungen äußerlich ein ganz anderes Aussehen dar. Wenn in der großen dotterreichen Eimutterzelle der Kern oder, wie er hier gewöhnlich heißt, das Keimbläschen (Fig. 9 *A, kb*) sich in die Spindel umwandelt, so bleibt diese nicht in der Mitte des Eies liegen, sondern wandert bis an die Oberfläche empor und nimmt hier eine Stellung in der Richtung des Eiradius ein (Fig. 9 *B, sp*). An der Stelle, wo sie mit ihrem einen Ende die Eirinde berührt,

wölbt sich hierauf der Dotter zu einem kleinen Hügel empor, in welchen gleichzeitig die Spindel zur Hälfte hineinrückt (Fig. 9 *C*, *pz*[1]). Der Hügel wird hierauf an seiner Basis eingeschnürt und mit der in ihm eingeschlossenen Hälfte der Spindel vom übrigen Eiinhalt als ein winziges Kügelchen abgetrennt. Dasselbe führt von der Zeit her, wo es zuerst beobachtet, aber in seiner Bedeutung vollständig verkannt wurde, den Namen Richtungskörperchen oder Polzelle, Namen, die auch jetzt noch gebraucht werden. Den ersten gab man, durch die Wahrnehmung veranlaßt, daß von dem Orte aus, wo sich das Richtungskörperchen befindet, die erste Teilebene gebildet wird. Der zweite Name aber wurde gewählt, weil der Ort seiner Entstehung kein willkürlicher ist, sondern bei Eiern, die nach ihrer inneren Organisation polar differenziert sind, dem animalen Pol entspricht, welcher bei der Ruhelage des Eies nach oben gerichtet ist. Der animale Pol läßt sich daher aus der Lage der Polzellen sofort bestimmen.

In früheren Zeiten war die Ansicht weit verbreitet, daß in dem kleinen Kügelchen irgendein unbrauchbar gewordener Bestandteil, wobei man an das dem Untergang kurz zuvor verfallene Keimbläschen dachte, aus dem Ei ausgestoßen werde; sprach doch ein Forscher zur drastischen Bezeichnung dieses Standpunktes vom Richtungskörperchen als von dem Kot des Eies. Jetzt wissen wir auf Grund der eben beschriebenen Vorgänge, daß es sich um eine wirkliche, durch Karyokinese gebildete, kleine Zelle handelt. Denn das Richtungskörperchen besitzt nicht nur alle Merkmale einer Zelle, Protoplasma und Kern, sondern ist auch durch einen wirklichen Teilungsprozeß aus einer Mutterzelle entstanden. Allerdings sind in diesem Fall die Teilprodukte von sehr ungleicher Größe; aber dies ist nur ein nebensächlicher Unterschied, der sich weder gegen die Zellnatur der Kügelchen, noch gegen ihre Entstehung durch Zellteilung geltend machen läßt. Ungleiche (inaequale) Zellteilungen werden ja, wenn wir das ganze Tierreich überblicken, hier und da in allen möglichen Abstufungen beobachtet und als Knospung bezeichnet, wenn es sich um so erhebliche Größenunterschiede zwischen den Teilprodukten wie in dem vorliegenden Fall handelt. Die Polzelle ist daher eine Knospe, entstanden aus einer oft riesig großen Mutterzelle, dem Ei.

Sofort nach der Abschnürung der ersten Knospe wiederholt sich derselbe Vorgang noch einmal. Die an der Oberfläche des Dotters zurückgebliebene halbe Spindel mit ihren beiden Chromosomenpaaren ergänzt sich, ohne in das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns zuvor wieder eingetreten zu sein, rasch wieder zu einer vollen Spindel; wieder wölbt sich unter der ersten Polzelle ein kleiner protoplasmatischer Hügel empor, der die zweite Spindel, nachdem die beiden Elemente jeder Zweiergruppe sich in entgegengesetzter Richtung voneinander getrennt haben, wieder zur Hälfte in sich aufnimmt und darauf als Kügelchen abschnürt (Fig. 9 *D*, *pz*[2]). Im Ei bleiben mithin jetzt von den acht Chromosomen der beiden Vierergruppen (Fig. 9, *A* u. *B*, *ch*) nur zwei zurück, ein Element von jeder Gruppe, und bilden die Grundlage für den Eikern (Fig. 9 *D*, *e i k*), der sich von dem Keimbläschen des unreifen Eies so wesentlich unterscheidet und bei dem Befruchtungsprozeß in der früher beschriebenen Weise eine wichtige Rolle spielt. Da nun gleichzeitig auch die erste

Polzelle oft noch einmal geteilt wird, liegen im ganzen drei Kügelchen dem reifen Ei auf (Fig. 9 *E*).

Vergleich der Ei- u. Samenbildung.

Die Vergleichspunkte zwischen Ei- und Samenbildung liegen jetzt klar zutäge (7). Wie die Samenmutterzelle, hat sich auch die Eimutterzelle rasch hintereinander zweimal geteilt, so daß hier wie dort vier Zellen gebildet worden sind. Dabei ist zwischen beiden Kernteilungen das Ruhestadium des Kerns, was bei gewöhnlichen Zellteilungen niemals geschieht, ganz ausgefallen. Hier wie dort sind die acht Chromosomen des Kerns, welche zu Vierergruppen miteinander verbunden waren, in gleicher Weise auf die vier Enkelzellen verteilt worden, so daß jede ein Element jeder Vierergruppe erhalten hat. Zwischen Ei- und Samenbildung besteht eine Abweichung allein in dem Punkt, daß die vier Teilprodukte der Samenmutterzelle, die Spermatiden, von genau derselben Größe sind (Fig. 8, *G* u. *H*) und sich ohne Unterschied in befruchtungsfähige Samenkörper (*J*) umwandeln, daß dagegen aus der Eimutterzelle vier sehr ungleich große Zellen entstanden sind (Fig. 9*E*): das Reifei, welches zur Befruchtung und zur Grundlage für einen neuen Organismus allein geeignet ist, und die drei kleinen Polzellen, welche für die weitere Entwicklung ohne jede Bedeutung sind und allmählich zugrunde gehen. Diese können mit Recht als Abortiveier gedeutet werden, da sie, wie der Vergleich gelehrt hat, in derselben Weise wie die vier Samenkörper von einer entsprechenden Mutterzelle (Ovocyte, Spermatocyte) abstammen. Das Rudimentärwerden der drei Polzellen läßt sich biologisch auch leicht verstehen, wenn wir uns unserer früheren Betrachtung erinnern, daß Ei- und Samenzelle für den Befruchtungs- und Entwicklungsprozeß mit verschiedenen Aufgaben betraut und dementsprechend auch verschieden differenziert worden sind. Da es beim Ei darauf ankommt, eine große Masse Nährmaterial während seines Wachstums im Eierstock anzusammeln, so würde dieser Aufgabe im letzten Moment entgegengewirkt werden, wenn bei der Reife schließlich das Ei durch zwei Teilungen in vier gleich große Stücke zerlegt werden würde. Um diesen Verlust zu verhüten, dient der Kunstgriff der Natur, drei Zellen leer ausgehen zu lassen, damit von den vieren die eine für den Entwicklungsprozeß besser ausgerüstet ist, ähnlich wie bei Fideikommissen ein Haupterbe auf Kosten aller übrigen bevorzugt wird. Man könnte hier den Einwurf machen, daß sich dieser Zweck in einfacherer Weise hätte erreichen lassen, wenn überhaupt die letzten Teilungen ganz unterblieben wären. Hierbei wird aber vergessen, daß diese Teilungen in anderer Richtung unentbehrlich sind, da durch sie ja erst das Mengenverhältnis der chromatischen Substanz in ganz bestimmter Weise reguliert wird. Würden sie bei der Eibildung ausbleiben, so würde der Kern des Eies (Fig. 9, *A*, *kb*, *ch*) bei der Befruchtung ja viermal soviel Chromatin als der vom Samenfaden abstammende Samenkern (Fig. 8, *J*, *k* u. Fig. 9, *Dsk*) besitzen, und dadurch von ihm wesentlich verschieden sein.

Um ein volles Verständnis der Ei- und Samenreife zu gewinnen, müssen wir daher jetzt noch auf die wichtige Frage nach der Regulierung der Kernsubstanz bei der Ei- und Samenbildung eingehen.

Zahlengesetz der Chromosomen.

Bei dieser Frage haben wir an die Art des Kernwachstums und an das Zahlengesetz der Chromosomen anzuknüpfen. Bei der Vermehrung der Zellen ist der Kern in hervorragender Weise beteiligt, wie aus der Reihe der höchst auffälligen Veränderungen, von denen er gerade vorzugsweise betroffen wird, geschlossen werden muß (Fig. 10, *A—F*). Während des Ruhestadiums des Kerns bis zur nächsten Teilung — so nimmt man an — findet eine Verdoppelung der Masse seines Chromatins statt (Fig. 10 *A*). Bei der Karyokinese wird es durch die Anordnung in einen feinen Faden, durch die Trennung desselben in eine bestimmte Anzahl von Chromosomen (*B* u. *C*) und durch ihre Längsspaltung (*D*) genau halbiert und auf die beiden Tochterzellen (*E* u. *F*) verteilt. In diesen wächst es während des bläschenförmigen Kernzustandes allmählich wieder auf das Doppelte heran, um bei der nächsten Kernteilung wieder halbiert zu werden und so fort. Der Prozeß der Karyokinese erscheint mit Hinblick auf seine auffällige Substanzumlagerung aber auch geeignet, wie als Mittel zur Halbierung des Chromatins, so auch als Mittel einer gleichmäßigen Verteilung seiner verschiedenartigen Qualitäten auf die Tochterzellen zu dienen, vorausgesetzt daß in ihm qualitativ verschiedene Stoffe enthalten sind. Nehmen wir zum Beispiel an, jedes

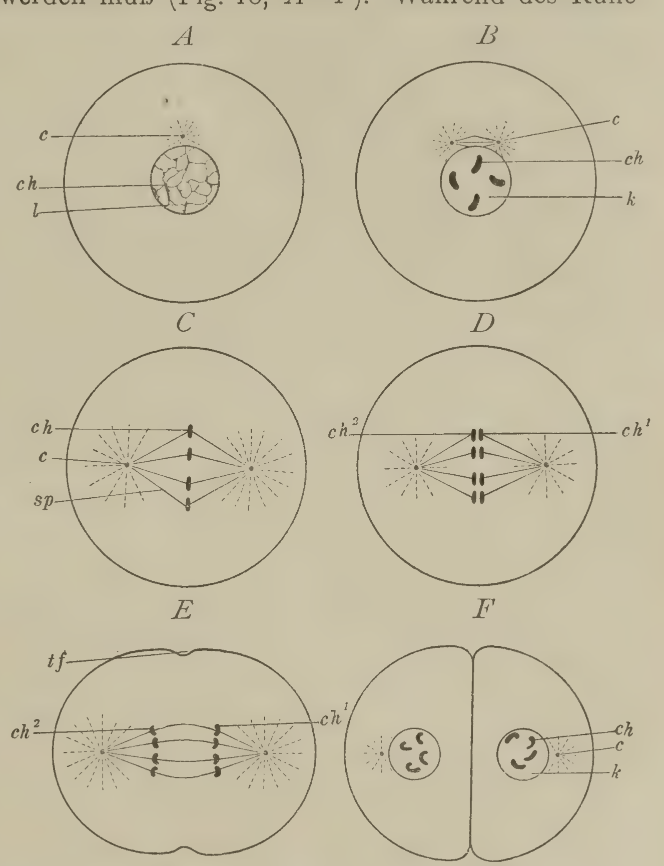


Fig. 10. Sechs Stadien der Zellteilung und Kernteilung Karyokinese). Nach Hertwig. *A.* (Erstes Stadium.) Zelle mit ruhendem, bläschenförmigem Kern und einem Zentrosom (*c*). Der Kern zeigt ein Liniennetz mit aufgelagerten Körnern und Fäden von Chromatin (*ch*). *B.* (Zweites Stadium.) Während der Vorbereitung zur Teilung (Prophase) hat sich das Chromatin zu einem Faden zusammengezogen, der hierauf durch Querteilung in vier Stücke (Chromosomen) zerlegt ist. Das Zentrosom (*c*) der Figur A hat sich geteilt, und zwischen den auseinander gerückten Teilstücken ist eine Spindel entstanden. *C.* (Drittes Stadium.) Der bläschenförmige Kern hat sich aufgelöst. Die beiden Zentrosomen der Fig. B sind weiter auseinander gerückt, und die Spindel (*sp*) zwischen ihnen ist erheblich größer geworden. Die vier Chromosomen (*ch*) der Fig. B haben sich in der Mitte der Spindel regelmäßig zum Mutterstern angeordnet. *D.* (Viertes Stadium.) Die vier Chromosomen der Spindel haben sich ihrer Länge nach in je zwei Tochterchromosomen (ch^1 und ch^2) gespalten. *E.* (Fünftes Stadium.) Die durch Längsspaltung entstandenen Tochterchromosomen haben sich nach den entgegengesetzten Enden der länger gewordenen Spindel immer weiter voneinander entfernt (Bildung der zwei Tochtersterne). Die Zelle beginnt sich jetzt in ihrer Mitte (*tf*) einzuschnüren. *F.* (Sechstes Stadium.) Die Durchschnürung ist eine vollständige geworden; die Mutterzelle ist infolgedessen in zwei Hälften zerlegt. In jeder Tochterzelle ist aus der Hälfte der Spindel ein bläschenförmiger Tochterkern entstanden, welcher die chromatische Substanz von vier Tochterchromosomen (*ch*) enthält. Jedem Tochterkern (*k*) liegt ein Zentrosom (*c*) an.

Chromosom bestände aus einer einfachen Reihe von verschiedenartigen Kügelchen, so würden diese infolge der Längsspaltung halbiert und ihre Hälften würden auf die beiden Tochterzellen gleichmäßig verteilt werden müssen. Diese Möglichkeit zusammen mit der Kompliziertheit der Karyokinese im Vergleich zur einfachen Durchschnürung des Protoplasma bei einer Teilung scheint darauf hinzudeuten, daß wir es im Chromatin mit einem für den Lebensprozeß der Zelle besonders wichtigen Stoff zu tun haben.

Denselben Schluß können wir auch noch aus einem weiteren gesetzmäßigen Verhalten des Chromatins ziehen. Den vielen Forschern, die sich mit dem Studium des Karyokinese beschäftigt haben, ist es schon früh aufgefallen, daß die Zahl der Chromosomen bei den Kernteilungen einer Tierart in allen Zellen immer genau die gleiche ist, mag es sich um eine Epidermis-, eine Drüsen-, eine Muskel-, Bindegewebs- oder Knorpelzelle usw. handeln. Dagegen zeigen verschiedene Tierarten oft große Unterschiede in der Zahl der sich bildenden Chromosomen; denn sie kann 2 oder 4 (Fig. 10, *A—F*) oder 6 oder 16 oder 24 und so weiter betragen. Von allen Zellen einer Spezies wird aber immer die ihr eigentümliche Chromosomenzahl bei der Karyokinese festgehalten. Daher hat man die Konstanz dieser Erscheinungen als das Zahlengesetz der Chromosomen bezeichnet. Und damit kommen wir zu dem für unsere Betrachtung wichtigsten Punkt. Von dem Zahlengesetz der Chromosomen weichen bei allen Tieren die reifen Ei- und Samenzellen ausnahmlos ab. Denn im Ei- und Samenkern werden immer nur halb soviel Chromosomen als in den Kernen aller übrigen Zellen der betreffenden Tierart aufgefunden (Fig. 8, *G* u. *H*; Fig. 9, *D*, *eik* u. *sk*). Die einen sind daher Vollkerne, die anderen nur Halbkerne in bezug auf ihren Chromatingehalt und die Zahl ihrer Chromosomen. Auch hierin handelt es sich um eine gesetzmäßige Erscheinung, die durch zahlreiche Untersuchungen an den Vertretern der verschiedenartigsten Tierabteilungen nachgewiesen worden ist.

Bei Berücksichtigung dieser Verhältnisse wird es uns jetzt sofort klar, warum bei der Reifung der Eizelle die Bildung der Polzellen, trotzdem sie nur abortive oder rudimentäre Eier sind, nicht ganz unterdrückt werden konnte.

Reduktionsprozeß.

Denn die bei ihrer Bildung stattfindenden Kernteilungen sind notwendig, um die für die reifen Geschlechtsprodukte gesetzmäßige Regulierung der Chromosomenzahl herbeizuführen. Unsere ganze Betrachtung über die Ei- und Samenreife können wir daher in das allgemeine Ergebnis zusammenfassen: Durch die außerordentlich früh eintretende Anordnung der chromatischen Substanz in Vierergruppen, durch die Verteilung der vier Chromosomen einer Gruppe auf vier Zellen, durch zwei sich ohne Pause aneinander anschließende Teilungen — nämlich bei der Samenreife auf vier Spermatiden (Fig. 8), bei der Eireife auf das Reifei und auf drei Polzellen (Fig. 9) wird die Masse des Chromatins sowie die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte dessen herabgesetzt, was andere Zellen nach einer Teilung er-

halten. Mithin sind Ei- und Samenkern in bezug auf die Masse des Chromatins und die Chromosomenzahl nur Halbkerne. (Pronuclei.)

Dem gesamten Vorgang hat man in der embryologischen Literatur den passenden Namen Reduktionsprozeß gegeben und verbindet hiermit gewöhnlich noch die Vorstellung, daß gleichzeitig mit der Halbierung des Chromatins nach Masse und Zahl auch eine qualitativ ungleiche Verteilung seiner Bestandteile, eine qualitative Sonderung verbunden ist, wobei man gern auf letztere das Hauptgewicht legt. Es ist klar, daß durch die mikroskopische Untersuchung nur die quantitative Reduktion nachgewiesen und sicher gestellt ist, daß dagegen eine qualitative Sonderung nur auf Grund physiologischer Erwägungen, auf die später noch einzugehen sein wird, angenommen werden kann und daher im Verhältnis zu jener einen mehr hypothetischen Charakter trägt.

Dem aufmerksamen Leser wird bei unserer ganzen Darstellung nicht entgangen sein, daß Ei- und Samenreife, indem sie Halbkerne schaffen, in innigster Beziehung zum Befruchtungsprozeß stehen. Denn dieser wirkt ja in einem der Reduktion entgegengesetzten Sinne. Dadurch daß durch die Befruchtung ein Samenkern in das Ei eingeführt wird, der mit dem Eikern verschmilzt und seine Chromatinmasse verdoppelt, wird aus zwei Halbkernen erst wieder ein Vollkern hergestellt, von dem dann alle Kerngenerationen des neuen Geschöpfes abstammen. Wenn in einer Zelle eine Reduktion der Kernsubstanz stattgefunden hat, dann muß, wenn anders der für eine Tierart typische Chromatinbestand in den aus ihr entstehenden Zellgenerationen gewahrt werden soll, eine Befruchtung oder ein ihr gleichartiger Prozeß hinzutreten. Eine reduzierte Zelle kann daher als eine befruchtungsbedürftige angesehen werden. Und umgekehrt ist aus denselben Gesichtspunkten, wenn eine Verschmelzung zweier Zellen durch Befruchtung erfolgt ist, als Ergänzung entweder eine vorausgegangene Reduktion ihrer Kerne oder ein diesem entsprechender Vorgang erforderlich. Denn „nehmen wir an", wie ich an anderer Stelle ausgeführt habe, „daß der Prozeß der Reduktion nicht bestände, so würden bei der Befruchtung zwei Vollkerne zur Vereinigung kommen, also würde eine Verdoppelung des Chromatins über die Norm hinaus die Folge sein. Bei jeder neuen geschlechtlichen Zeugung würde sich derselbe Vorgang wiederholen; es würde somit im Laufe der Generationen eine Summation der Kernsubstanzen und ein sich steigerndes Mißverhältnis zwischen ihnen und dem Protoplasma in kurzer Zeit herbeigeführt werden, der Art, daß der Umfang einer Zelle für sie überhaupt keinen Raum mehr böte. Durch derartige Überlegungen geleitet, können wir auch sagen: Durch die der Befruchtung vorausgehende Reduktion wird in einfachster Weise verhindert, daß die Verschmelzung zweier Kerne eine Summation der Kernmasse und der Zahl der Chromosomen auf das Doppelte und Vielfache des für die betreffende Tierart geltenden Normalmaßes herbeiführt."

Äquivalenz von Ei- und Samenkern.

Nachdem wir uns mit den Tatsachen der Ei- und Samenbildung und mit ihrer Erklärung bekannt gemacht haben, sind wir jetzt besser in den Stand gesetzt, die Lehre, daß dem Idioplasma von Nägeli die Kernsubstanz, besonders das Chromatin entspricht, näher zu begründen: Das erste und wichtigste Argument habe ich die Äquivalenz der männlichen und der weiblichen Erbmasse genannt. Auf Grund der Erfahrungen, die man beim Studium der Bastardzeugung, namentlich in der durch Mendel begründeten Forschungsrichtung, gewonnen hat, sind Ei- und Samenzelle zwei einander gleichwertige Einheiten, von denen eine jede mit allen erblichen Eigenschaften der Art ausgestattet ist. Die Vererbung von Eigenschaften kann nur durch spezifisch organisierte Substanzen oder Erbmassen geschehen, welche den den Eltern eigentümlichen Lebensprozeß auf die Kinder übertragen. Da nun aber Ei- und Samenfäden sich bei gleicher Vererbungspotenz in der Masse ihrer Substanzen ganz kolossal unterscheiden, diese Substanzen aber zugleich aus sehr heterogenen Bestandteilen aufgebaut sind, müssen wir mit Nägeli zwei verschiedene Arten von Substanzen, solche, die für die Vererbung vorzugsweise und solche, die weniger für sie in Frage kommen, oder idioplasmatische und nicht idioplasmatische unterscheiden. Erstere müssen im Zelleben eine führende, determinierende, letztere eine mehr untergeordnete Rolle spielen; jene müssen daher in den beiderlei Geschlechtszellen als Träger der erblichen Eigenschaften in nahezu gleich großer Masse enthalten sein, während die Quantität der nicht idioplasmatischen Stoffe in weitem Umfang variieren kann. Es kann nun nach dem Studium des Befruchtungsprozesses nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß Ei- und Samenkern bei der Vereinigung der beiden Keimzellen die einzigen Gebilde sind, welche äquivalente Stoffmengen enthalten und sie zur Bildung des Keimkerns vereinigen. Das klassische Beispiel hierfür ist das Ei vom Pferdespulwurm, in welchem der Eikern (Fig. 9, *E*, *eik*, *wch*) zwei Chromosomen weiblicher Herkunft, der Samenkern (*sk* u. *mch*) zwei Chromosomen männlicher Herkunft von entsprechender Größe liefert. Wir ziehen somit aus den Tatsachen der Befruchtungslehre den wichtigen Schluß: Da bei der Befruchtung die Kernsubstanzen (Chromatin) die einzigen an Masse äquivalenten Stoffe sind, die sich zu einer neuen Anlage, dem Keimkern, vereinigen, so entsprechen sie wie keine andere Substanz der Keimzellen dem von Nägeli aufgestellten Begriff des Idioplasma und müssen daher in erster Reihe als die von den Eltern auf das Kind übertragenen Erbmassen angesehen werden.

Erbgleiche Kernteilung.

Einen zweiten wichtigen Beweis erblicke ich in dem Satz von der gleichwertigen Verteilung der sich vermehrenden Erbmassen auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen. Denn eine solche muß stattfinden, da jeder Körperteil, der im Laufe der Entwicklung entsteht, ja schließlich jede Zelle ein Mischprodukt von Eigenschaften beider Eltern darstellt. Nach den Erfahrungen, die man beim Studium der ungeschlechtlichen oder vegetativen Vermehrung, der Regeneration usw., namentlich bei niederen pflanzlichen und tierischen Organismen, gesammelt hat, läßt sich diese Ansicht näher begründen

und aus ihr folgern, daß die durch den Samenfaden eingeführte Anlagesubstanz des männlichen Erzeugers im Eiinhalt überall verbreitet, d. h. beim Furchungsprozeß jeder Embryonalzelle mitgeteilt werden muß. Auch in dieser Beziehung kennen wir aus Erfahrungen, die in mikroskopischen Studien fest begründet sind, nur einen einzigen Prozeß, in dem wirklich die von der Theorie geforderte Verteilungsweise in der Tat vollständig verwirklicht wird, nämlich die Vermehrungs- und Verteilungsweise der Kernsubstanzen durch die Karyokinese. Beim Ei des Pferdespulwurms läßt sich dies bei der ersten Teilung des Eies mit aller nur wünschenswerten Sicherheit feststellen. Wenn Ei- und Samenkern, deren Beschaffenheit wir schon früher kennen gelernt haben, zusammen die erste Teilspindel bilden (Fig. 9, *F*), so wissen wir, daß von ihren vier Chromosomen zwei vom Eikern (*wch*), zwei vom Samenkern (*mch*) abstammen. Da nun wie bei jeder Karyokinese die Chromosomen sich im Stadium des Muttersterns ihrer Länge nach spalten, da hierauf ihre Spaltprodukte, die Tochterchromosomen, sich in der schon besprochenen Weise voneinander trennen (Fig. 9, *G wch* u. *mch*), die Tochtersterne bilden und schließlich in den Aufbau der Tochterkerne der beiden neuen Zellen (Fig. 9, *H wch* u. *mch*) übergehen, so ist in diesem Fall der unumstößliche und wichtige Beweis geführt, daß beim ersten Teilakt des befruchteten Eies dem Tochterkern in jeder Teilhälfte genau die gleiche Menge Chromatin vom Eikern wie vom Samenkern zugeführt wird. Derselbe Vorgang wiederholt sich wahrscheinlich auch bei jedem späteren Teilungsschritt, so daß schließlich der Kern jeder Gewebszelle aus äquivalenten Mengen des durch Wachstum sich vermehrenden Chromatins mütterlicher und väterlicher Abkunft zusammengesetzt ist. Zwar läßt sich die gleichmäßige Verteilung nicht mehr wie beim ersten Teilungsakt später durch Beobachtung wirklich feststellen, aber nach dem, was wir von dem Wesen der Kernteilung wissen, läßt sich unsere Annahme als im höchsten Grade wahrscheinlich bezeichnen.

Bedeutung der Reduktionsteilung.

Einen dritten wichtigen Beweis erblicke ich in der schon oben festgestellten und besprochenen Tatsache, daß einer Summation der Kernsubstanzen, die durch aufeinander folgende Befruchtungsprozesse in der Reihe der Zeugungsgenerationen herbeigeführt werden müßte, durch einen vorausgehenden Reduktionsprozeß entgegengewirkt wird. Denn hierdurch wird tatsächlich in einfachster Weise eine Bedingung erfüllt, welche Nägeli in seiner spekulativen Idioplasmatheorie als ein Erfordernis der Vernunft nachgewiesen hat.

In diesem Punkt begegnen sich aber auch die durch mikroskopische Forschung gewonnenen Errungenschaften mit den ganz unabhängig von ihr erreichten experimentellen Ergebnissen des Mendelismus (8).

Mendels Spaltungsregel.

Als Mendel verschiedene durch Kreuzung erhaltene Bastarde auf dem Wege der Selbstbefruchtung durch viele Generationen weiter züchtete und ihre Merkmale genau studierte, kam er zu der überraschenden, aber in der Folge stets wieder von neuem bestätigten Entdeckung, daß sich nicht alle Bastarde, auch bei Vermeidung aller Fehlerquellen, als reine Formen weiterzüchten lassen. Sie sind zum Teil in ihren Eigenschaften unbeständig und

schlagen, wie man sich früher ausdrückte, nach einem Prozentsatz, der sich in einem bestimmten Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1 ausdrücken läßt, auf ihre ursprünglichen Elternformen zurück.

Seine Erklärung findet der in einem festen Zahlenverhältnis erfolgende Rückschlag auf die beiden Elternformen durch die Mendelsche Spaltungsregel. Ihr zur Folge bleibt das durch illegitime Verbindung zweier Varietäten entstandene Bastardidioplasma zur Zeit, wenn der Bastard selbst seine Keimzellen bildet, als solches nicht erhalten; es trennen sich bei der Ei- und Samenbildung die durch Befruchtung entstandenen antagonistischen Doppelanlagen, welche zusammen den Charakter des Bastards bedingen, wieder voneinander sowohl im weiblichen wie im männlichen Geschlecht; bei dieser Spaltung werden sie in gleichem Zahlenverhältnis auf die männlichen und die weiblichen Keimzellen verteilt. Diese schlagen also in der Konstitution ihres Idioplasma wieder auf die zur Bastardierung benutzten elterlichen Ausgangsformen zurück.

Es liegt klar auf der Hand, daß sich die Mendelsche Spaltungsregel auf das beste mit der auf mikroskopischem Wege festgestellten Reduktionsteilung in Verbindung bringen läßt. Denn durch die Reduktion wird ja das Chromatin, das durch die Befruchtung an Masse und Chromosomenzahl verdoppelt worden ist, wieder auf die Hälfte herabgesetzt. Anhänger der Individualitätshypothese der Chromosomen nehmen hierbei zum Teil an, daß die Abkömmlinge mütterlicher und väterlicher Idioplasmen wieder voneinander getrennt werden. Zur Veranschaulichung dieses Sachverhaltes bedient sich de Vries in einem Vortrag eines Bildes und vergleicht die durch Befruchtung verbundenen elterlichen Idioplasmen mit zwei Personen, die sich vereinigen, um eine Strecke Weges in gemeinsamer Wanderschaft zurückzulegen, nach einiger Zeit aber voneinander Abschied nehmen und sich ein jeder einen neuen Begleiter für die nächste Wegestrecke suchen. Der Vergleich ist sehr anschaulich, aber nur teilweise zutreffend, da die Spaltungsregel durch eine zweite Regel der Mendelschule, welche von der Mischbarkeit der Anlagen handelt, eine Einschränkung erfährt, auf welche hier einzugehen zu weit führen würde. Bei Berücksichtigung derselben entspricht dem wirklichen Sachverhalt wohl mehr der in meiner allgemeinen Biologie gemachte Vergleich mit „zwei Heerscharen, die sich zu gemeinsamer Aktion verbunden haben und während derselben einen Austausch in ihrem Personenbestand vornehmen und auch neue Formationen bilden, bei ihrer späteren Trennung aber diese Veränderungen nicht wieder rückgängig machen". Mag sich im übrigen die Spaltung oder Reduktion in dieser oder jener Weise vollziehen, ohne oder mit vorausgegangener Mischung einzelner Anlagen und neuer Kombination derselben, so bleibt hiervon unser Hinweis auf die Übereinstimmung der Mendelschen Spaltungsregel mit der mikroskopisch nachgewiesenen Reduktion ganz unberührt und wird nur in dieser oder jener Richtung einer Modifikation bedürfen.

Wohl mit Recht habe ich daher in meiner Schrift: „Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre" die Übereinstimmung

zwischen Ergebnissen, die unabhängig voneinander auf mikroskopischem und experimentellem Forschungsgebiet gewonnen worden sind, als eine höchst bemerkenswerte bezeichnet. Sie kann uns daher als viertes Argument zugunsten der Ansicht dienen, daß in den Kernen das Idioplasma zu suchen ist.

Beweis durch Bestrahlung der Keimzellen mit Radium.

In den letzten Jahren ist noch ein fünfter Beweis hinzugekommen, der ebenfalls auf experimentellem Gebiete liegt und darin besteht, die Natur der Keimzellen durch äußere Eingriffe zu verändern und zu verfolgen, wie die von ihnen neu erworbenen Eigenschaften sich in Abänderungen des Entwicklungsprozesses Geltung verschaffen. Ein sehr wirkungsvolles und zugleich sehr bequem zu handhabendes und in seinen Wirkungen auf das feinste regulierbares Mittel ist die Bestrahlung der Keimzellen durch Radium oder Mesothorium (9).

Mehr als die meisten anderen Gewebselemente reagieren Eier und Samenfäden in sehr empfindlicher Weise auf diesen Eingriff. Zwar kann man auch bei stärkster mikroskopischer Vergrößerung keine sichtbare Veränderung in ihrer Organisation als Folgen einer stattgehabten Bestrahlung wahrnehmen. Daß aber eine solche und zwar proportional der Stärke der Einwirkung, und nicht nur vorübergehend, sondern auf die Dauer eingetreten ist, lehrt die mehr oder minder gestörte Entwicklung von Eiern, bei denen beide Komponenten oder auch nur eine von beiden vor der Befruchtung bestrahlt worden sind. Um bloß einige Erscheinungen zu nennen, so kann bei stärkerer Radiumwirkung verlangsamte Teilung, schließlich Stillstand der Entwicklung auf diesem oder jenem frühen Keimesstadium und Zerfall eintreten, zum Beispiel während der Gastrulation oder schon früher, wenn sich eben die Keimblase gebildet hat. Bei schwächerer und kürzerer Bestrahlung entstehen Larven, die ein Alter von einer, von zwei und drei Wochen erreichen und dementsprechend weiter in der Anlage der einzelnen Organe und in der geweblichen Differenzierung fortgeschritten sind. Aber alle diese Larven sind, wie man sich wohl ausdrücken kann, radiumkrank. Durchweg sind sie im Vergleich zu normalen Tieren (Fig. 11*A*) zwerghaft verkümmert (Fig. 11*B*), dabei häufig mißgebildet, indem in manchen Fällen sich Spina bifida, in anderen Anencephalie eingestellt hat; oder sie sind auch sonst in ihrer Organentwicklung geschädigt. Hierbei ist unschwer zu erkennen, daß manche Organe wie Darm, Chorda, Vorniere, Haftnäpfe normal erscheinen, andere dagegen mehr unter den Folgen der Radiumbestrahlung zu leiden haben, wie das Zentralnervensystem und die Augen, die in größerer oder kleinerer Ausdehnung Merkmale des Zerfalls zeigen, oder das Herz und das Blut, welche verkümmert sind, oder die Epidermis, welche an manchen Stellen zu zottigen Wucherungen neigt (Fig. 12). In den pathologischen Organen aber gewahrt



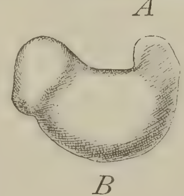


Fig. 11 *A* u. *B*. Fünf Tage alte Radiumlarve *B* von Rana fusca und zugehörige, gleichalterige Controlle *A*. Das Ei von *B* wurde mit Samenfäden befruchtet, die 50 Minuten lang mit Radium bestrahlt worden waren.

man unregelmäßige Kernteilungsfiguren (pluripolare Mitosen), krankhaft veränderte Kerne (Pyknose), Neigung der Zellen, sich zu Kugeln abzurunden und aus dem festen normalen Zellverband loszulösen, schließlich abzusterben und zu zerfallen. So kann man den Entwicklungsprozeß mit seinen mannigfach eigenartigen Störungen gewissermaßen als ein feines Reagens benutzen, um in die Schädigung, welche die Keimzellen während der Bestrahlung erlitten haben, einen Einblick zu gewinnen und sich ein Urteil über sie zu bilden.

Was nun nach diesen Vorbemerkungen die Experimente selbst betrifft, so haben zu denselben die Geschlechtsprodukte des Frosches (Rana fusca und Rana viridis) gedient. Vier verschiedene Arten ihrer Ausführung sind möglich und auch vorgenommen worden. Erstens kann man die bereits befruchteten Froscheier Bruchteile einer Stunde oder 1 bis 5 Stunden lang mit verschieden starken Radium- oder Mesothorium-Präparaten bestrahlen. Zweitens können die Samenfäden der Bestrahlung ausgesetzt und dann zur Befruchtung unbestrahlter Eier verwandt werden, drittens kann der Versuch auch umgekehrt ausgeführt werden, indem man die Eier bestrahlt und sie mit normalen Samenfäden befruchtet, viertens endlich können Eier und Samenfäden für sich bestrahlt und erst zum Schluß zur Befruchtung zusammengebracht werden. Zur kürzeren Unterscheidung und bequemeren Verständigung sollen die vier verschiedenen Experimente als die *A*-, *B*-, *C*- und *D*-Serie bezeichnet werden.



Fig. 12. Schnitt durch die Bauchhaut mit zottigen Exreszenzen einer sieben Tage alten Larve von Rana fusca. Sie stammt von einem Ei, das vor der Befruchtung zwei Stunden mit Radium bestrahlt und dann mit unbestrahltem Samen befruchtet worden ist (C-Serie). *bl* Rest der Keimblasenhöhle. *lh* Leibeshöhle

Bei Bestrahlung des Froscheies mit demselben Präparat und bei Einhaltung der gleichen Zeitdauer werden sehr verschiedene Ergebnisse erhalten, je nachdem es sich um Versuche der *A*- oder der *C*-Serie handelt. Im ersten Fall entwickeln sich die Eier, wenn sie mit einem Präparat von 7,4 mg reinen Radiumbromids während einer Stunde bestrahlt wurden, nur bis zum Stadium der Keimblase, um dann abzusterben und zu zerfallen; in der *C*-Serie dagegen geht die Entwicklung noch über diese Zeit Tage und selbst eine Woche lang weiter und es entstehen Larven, die zwar mehr oder minder stark pathologisch, aber doch imstande sind, alle Organe: Nervenrohr, Sinnesorgane, Chorda, Muskelsegmente, Herz, Vorniere, Kiemen, Haftnäpfe usw. zu bilden. Man muß daher sagen, daß in der *C*-Serie das bestrahlte Ei durch die Befruchtung mit einem gesunden Samenfaden in einer sehr erstaunlichen Weise aufgefrischt und verjüngt wird; denn durch ihn erhält es wieder das verlorene Vermögen, sich unter Ausbildung aller Organe weiter zu entwickeln. Erstaunlich ist diese Wirkung, wenn man den geradezu enormen Unterschied zwischen der bestrahlten und der nicht bestrahlten Substanzmasse berücksichtigt. Denn

der winzige Samenfaden ist, wenn wir uns eines Vergleiches bedienen wollen, „im Verhältnis zum großen Froschei eine so verschwindend kleine Substanzmenge, wie in einem mehrere Zentner schweren, mit Weizenkörnern gefüllten Sack ein einzelnes Weizenkorn". Daher kann es auch nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß der Samenfaden aus einer sehr wirkungsvollen Substanz bestehen muß, wenn er die Schädigung der Radiumbestrahlung in der millionenfach größeren Masse des Eies in so hohem Grade zu überwinden vermag. Seine Wirkung hört aber sofort auf, wenn er ebenfalls bestrahlt worden ist; Beweis hierfür ist die gleichfalls experimentell festgestellte Tatsache, daß die Ergebnisse in der *A*- und *D*-Serie ganz genau übereinstimmen.

In ebenso überraschender Weise tritt die Wirksamkeit der Substanz des Samenfadens in der *B*-Serie hervor. Denn ein von Haus aus gesundes Ei wird durch die Befruchtung mit einem bestrahlten Samenfaden in demselben Grade radiumkrank gemacht, wie in der *C*-Serie ein bestrahltes, aber normal befruchtetes Ei. Es macht also im Endergebnis keinen bemerkenswerten Unterschied aus, ob das Ei vor der Befruchtung bestrahlt und mit einem gesunden Samenfaden befruchtet oder ob umgekehrt das gesunde Ei mit einem bestrahlten Samenfaden befruchtet wurde. Beide Keimzellen verhalten sich daher in bezug auf ihre Fähigkeit, die Radiumwirkung auf das Zeugungsprodukt zu übertragen und auf den Verlauf des Entwicklungsprozesses dadurch einzuwirken, als durchaus gleichwertige Faktoren.

Durch Vergleich der *B*-Serie mit der *C*-Serie geht wohl zunächst das eine klar hervor, daß irgendwelche Veränderungen, die eventuell durch die Bestrahlung im Protoplasma und im Nahrungsdotter hervorgerufen worden sind, nicht der Faktor sein können, auf den sich die Radiumkrankheit des Entwicklungsproduktes zurückführen läßt. Denn dann müßte ja die Entwicklung in der *C*-Serie viel tausendmal schlechter als in der *B*-Serie ausfallen. Wie sollte unter diesen Umständen in der *C*-Serie die gesunde Substanz des Samenfadens überhaupt nur zur Wirkung gelangen können, da in ihm Protoplasma und Nahrungsdotter so gut wie gar nicht vorhanden sind und ihre geringe Menge eine so homöopathische Dosis ist, daß sie sich bei ihrer Verteilung im Ei wie ein Tropfen im Meer spurlos verlieren würde.

Ganz anders gestaltet sich die Sachlage, wenn wir annehmen, daß die Kernsubstanzen, deren Äquivalenz in den weiblichen und männlichen Keimzellen eine feststehende Tatsache ist, durch die Radiumstrahlen verändert werden und dadurch die eigentümlichen Erscheinungen mit ihrer großen Mannigfaltigkeit beim Entwicklungsprozeß verursachen. Die unverhältnismäßig große Wirkung, die ein kleiner Samenfaden ausübt, hat durchaus nichts Wunderbares mehr, wenn man berücksichtigt, daß die im Samenkern enthaltene Substanz das Vermögen besitzt, im Ei zu wachsen und sich auf dem Weg der Karyokinese periodisch bald auf das Hundert- und Tausendfache und so weiter zu vermehren. Denn die Fähigkeit des Chromatins zur Vermehrung und Teilung wird nicht zerstört, solange die Radiumbestrahlung ein bestimmtes Maß der Intensität und Dauer

nicht übersteigt. Durch Wachstum und Teilung wird daher die radiumkranke Substanz des Samenkerns schließlich im gesamten Eiinhalt verteilt und jeder Embryonalzelle zugeführt; es wird so ohne weiteres verständlich, daß sie, trotzdem sie nur eine homöopathische Dosis im bestrahlten Samenfaden darstellt, schließlich die mehr als tausendmal größere Masse des Eies im Entwicklungsprozeß vergiftet. Sie wirkt, wenn ich mich eines früher gebrauchten, die Sachlage gut aufklärenden Vergleichs bediene, wie ein Contagium vivum, wie ein Bacterium, wenn es im tierischen Körper eine Infektionskrankheit verursacht. Ein einzelner Milzbrandbazillus, durch eine Wunde in den menschlichen Körper eingeführt, ist ein sehr harmloser Eindringling, wenn er sich nicht vermehrt. Auch wenn er einem allergiftigsten Stamm angehört, kann er durch seine chemischen Eigenschaften allein auch nicht die geringste Erkrankung hervorrufen, solange er vereinzelt bleibt, dagegen in wenigen Tagen das Leben vernichten, wenn er in rapider Vermehrung eine Nachkommenschaft erzeugt hat, welche mit dem Blut alle Organe und Gewebe des erkrankten Tieres überschwemmt.

Bei unserer Annahme wird aber nicht nur die große Wirkung des bestrahlten Samenfadens auf das gesunde Ei, sondern ebenso der gleiche Ausfall der Ergebnisse von der *B*- und *C*-Serie erklärt. In dem einen wie in dem anderen Experiment besteht ja der bei der Befruchtung aus Amphimixis hervorgegangene Keimkern aus je einer Komponente gesunder und einer Komponente radiumkranker Substanz, welche zusammen den Verlauf der Entwicklung bestimmen. Ob hierbei die gesunde oder die radiumkranke Substanz vom Ei- oder Samenkern abstammt, kann doch wohl für den Ausfall des Entwicklungsproduktes keinen Unterschied ausmachen.

Wenn unsere Erklärung richtig ist, und ich wüßte nicht, was sich Besseres an ihre Stelle setzen ließe, da alle Modifikationen der vielfach variierten Experimente mit ihr übereinstimmen, dann bilden die Radiumversuche an den Keimzellen, besonders der Vergleich der verschiedenen Ergebnisse in der *A*-, *B*-, *C*- und *D*-Serie einen experimentellen Beweis für die Richtigkeit der Lehre von der Idioplasmanatur der Kernsubstanzen.

4. Die Entwicklungsfähigkeit der Eizelle auch ohne Befruchtung.

Daß die Befruchtung ein außerordentlich wichtiger Vorgang für die Erzeugung neuer Lebewesen und für die Erhaltung des Organismenreiches ist, lehrt ihre weite Verbreitung bei Tieren und Pflanzen und selbst bei den niedersten einzelligen Wesen; man könnte es auch aus dem Umstand schließen, daß reife Eier, die nicht rechtzeitig befruchtet werden, unter den gewöhnlichen Bedingungen rasch abzusterben und zu zerfallen pflegen. Über solchen Tatsachen darf man aber nicht vergessen, daß das Ei auch an sich schon eine eminent entwicklungsfähige Substanz darstellt, und daß, wenn es sich gleichwohl ohne Befruchtung nicht entwickelt, dies nur an einem hemmenden, seiner Natur nach uns unbekannten Moment liegt, welches für gewöhnlich als eine Nebenwirkung zugleich mit der Befruchtung entfernt wird. Wenn wir die

Verhältnisse von diesem Gesichtspunkt aus ansehen, dann werden uns die immerhin spärlichen Fälle, in denen Entwicklung der Eier ohne Befruchtung beobachtet worden ist, nichts Überraschendes oder gar Wunderbares darbieten. Bei der Entwicklung des Eies ohne Befruchtung hat man die natürliche und die künstliche Parthenogenese zu unterscheiden.

a) Die natürliche Parthenogenese oder Jungfernzeugung.

Natürliche Parthenogenese.

Wenn in unserer Zeit jemand veröffentlichen würde, daß er beobachtet habe, wie eine Hündin, ohne vorher von einem Hunde belegt worden zu sein, lebendige Junge geworfen habe, so würde seine Mitteilung gewiß, und wohl auch mit Recht, allgemeinem Zweifel begegnen; man würde einen Irrtum voraussetzen. Ähnlich ist es dem Genfer Philosophen und Naturforscher Bonnet, aber damals mit Unrecht, ergangen, als er im Jahre 1762 durch sorgfältiges Studium der Vermehrungsweise der Blattläuse zum erstenmal das Vorkommen von Jungfernzeugung im Tierreich, d. h. die Tatsache entdeckte, daß bei manchen Tierarten Eier, die nicht befruchtet worden sind, sich zu jungen Tieren entwickeln können. Denn als Bonnet einen Bericht über seine Entdeckung durch seinen Freund Réaumur, den berühmten Physiker und Biologen, der Pariser Akademie mitteilen ließ, bezweifelte diese ihre Richtigkeit und äußerte in einem Antwortschreiben ihre Bedenken, wie es wörtlich heißt: „gegen eine Entdeckung, welche einem allgemeinen und durch alle bisherigen Erfahrungen einmütig bestätigten Gesetz geradezu entgegen wäre“. Die Experimente von Bonnet waren aber durchaus richtig, wie er selbst durch Wiederholung derselben unter Einhaltung noch strengerer Kautelen nachwies. Indem sie aber eine irrtümliche Meinung berichtigten, gaben sie selbst wieder den Ausgangspunkt für einen neuen Irrtum, insofern jetzt die Naturforscher es dadurch als erwiesen erachteten, daß die Samenfäden nicht tierische Keime sein könnten, wie es Leeuwenhoek und mit ihm die Schule der Animalkulisten behauptet hatte. So bietet dieser Fall ein lehrreiches Beispiel, wie man in der Biologie mit dem Wort „Naturgesetz“ sehr vorsichtig umgehen muß. Sind doch die Lebensprozesse und ganz besonders die Entwicklung eines Organismus etwas so ungemein Kompliziertes, daß die ursächlichen Zusammenhänge des Geschehens nur zum kleinsten Teil von uns beim derzeitigen Stand unseres Wissens durchschaut werden können. Eine an sich geringfügige Veränderung kann oft schon ausreichen, um einen Lebensvorgang uns in einem ganz neuen Lichte zu zeigen. Daher ist es von vornherein viel besser, anstatt von einem Gesetz zu sprechen, in der Biologie das Wort Regel zu gebrauchen, da dieses ja bekanntlich Ausnahmen zuläßt.

Die Entwicklung von Eiern ohne Befruchtung ist im Stamm der Wirbeltiere noch niemals beobachtet worden, dagegen kommt sie bei Wirbellosen in bestimmten Familien als eine regelmäßige Erscheinung und gewöhnlich in einem bestimmten Wechsel mit der geschlechtlichen Zeugungsform nicht selten vor. Namentlich findet sie sich bei kleineren Tieren aus dem Stamm der Arthropoden, bei Aphiden und Daphnoiden, bei Lepidoptern usw. Bei Daphnoiden

und Aphiden, die am häufigsten und genauesten untersucht worden sind und sich am leichtesten beobachten lassen, ist der Hergang im allgemeinen der, daß ein und dasselbe Weibchen zu gewissen Zeiten in ihrem Eierstock nur Eier hervorbringt, welche sich ohne Befruchtung entwickeln, und zu anderer Zeit wieder Eier, welche der Befruchtung bedürfen. Jene werden auch als Sommer-, diese als Wintereier unterschieden, da die einen während der warmen Jahreszeit, die andern vor Beginn des Winters gebildet werden. Die parthenogenetischen Sommereier sind dotterarm, sehr klein und entstehen in sehr großer Zahl und rasch hintereinander in den Keimstöcken; sie dienen dadurch als Mittel, durch welches sich die betreffende Tierart zur Zeit, wo Nahrungsüberfluß herrscht, ungeheuer vermehren kann. Die Wintereier dagegen zeichnen sich durch beträchtliche Größe und Dotterreichtum aus und werden nur in geringerer Zahl angelegt. Wenn sie befruchtet worden sind, machen sie gewöhnlich während der Winterszeit ein Ruhestadium durch, daher für sie auch der Name Dauereier gebraucht wird.

Indem wir uns auf diese wenigen Bemerkungen beschränken, da die Parthenogenese schon an anderer Stelle ihre Darstellung gefunden hat, bleibt nur ein Punkt noch zu besprechen übrig, der wegen seiner engen Beziehung zu der in einem früheren Abschnitt dargestellten Eireife für uns von besonderem Interesse ist. Damals war von uns die Ansicht ausgesprochen worden, daß Ei- und Samenreife eine Vorbereitung der Keimzellen für den Befruchtungsprozeß insofern sind, als hierbei durch eine Reduktion des Chromatins haploide oder Halbkerne entstehen, die durch die Befruchtung wieder zu diploiden oder Vollkernen ergänzt werden. Das Studium der Sommer- und Wintereier bei parthenogenetischen Tieren liefert einen der schönsten Belege für die Richtigkeit dieser Ansicht. Besteht doch in der Bildung der Polzellen und im Chromatingehalt der Eikerne ein auffälliger Unterschied zwischen beiden! Denn bei den Sommereiern, welche von vornherein für Entwicklung ohne Befruchtung bestimmt sind, unterbleibt von vornherein die Bildung einer zweiten Polzelle und infolgedessen auch die mit diesem Vorgang verbundene Reduktion der Kernsubstanz. Auch ohne Befruchtung besitzt daher ihr Eikern die ganze Chromatinmasse eines Normalkernes und die volle Chromosomenzahl; er ist also, wie die Botaniker sagen, diploid. Dagegen werden bei den befruchtungsbedürftigen Wintereiern stets zwei Polzellen abgeschnürt, so daß sie infolgedessen haploide oder Halbkerne erhalten.

So interessant nun auch dieser Unterschied zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern ist, so darf man doch nicht glauben, daß die Eier nur gerade dadurch, daß die zweite Polzelle unterdrückt worden ist, parthenogenetisch geworden sind oder daß auf diesem Wege das Wesen der Parthenogenese ihre Erklärung gefunden hat. Denn wie ich in meiner allgemeinen Biologie hervorgehoben habe, ,,hat das Sommerei die Neigung, sich ohne Befruchtung zu entwickeln, schon ehe es zur Bildung der Polzellen schreitet, wie aus der bereits vorausgegangenen geringen Ansammlung des Dotters, aus der abweichenden Beschaffenheit der Hüllen und anderen Merk-

malen hervorgeht. Das Ei wird nicht dadurch parthenogenetisch, weil es keine zweite Polzelle bildet, sondern weil es schon für parthenogenetische Entwicklung bestimmt ist, bildet es die zweite Polzelle nicht; es bildet sie nicht, weil unter diesen Verhältnissen eine Reduktion der Kernmasse, die ja eine nachfolgende Befruchtung zur Voraussetzung hat, keinen Zweck mehr hat." Auch wäre es falsch, wenn man etwa glauben wollte, daß Halbkerne das Vermögen, sich zu teilen, eingebüßt hätten. Das ist keineswegs der Fall, wie sich durch Beobachtung und Experimente hat feststellen lassen. Denn einmal ist in einzelnen wenigen Fällen beobachtet worden, daß auch parthenogenetische Eier (Liparis, Biene) beide Reifeteilungen durchmachen und daß bei Kryptogamen die parthenogenetischen Generationen haploide Halbkerne haben. Zweitens läßt sich Entwicklung mit Halbkernen auch durch experimentelle Eingriffe in sehr verschiedener Weise erreichen. Es führt uns dies zur Besprechung der künstlichen oder experimentellen Parthenogenese.

b) Die experimentelle Parthenogenese.

Experimentelle Parthenogenese Merogonie.

Wir beginnen den Abschnitt mit folgendem Experiment. Eier von Seeigeln oder von anderen hierzu geeigneten Tieren kann man durch kräftiges Schütteln in einem mit Meerwasser gefülltem Röhrchen in Teilstücke zerlegen, von welchen die meisten kernlos geworden sind. Wenn dann die kernlosen Stücke in einem Uhrschälchen isoliert und mit etwas Samenflüssigkeit vermischt werden, so lassen sie sich ebensogut wie normale Eier noch befruchten; das heißt, es dringt ein Samenfaden, zuweilen auch ihrer mehrere, in das nackte Protoplasma ein, welches sich dann ebenfalls zum Schutz mit einer Dotterhaut umgibt. Aus dem Kopf des Fadens entsteht ein Samenkern, der, weil er keinen Partner findet, haploid bleibt, sich trotzdem aber bald in eine Spindel umwandelt und teilt. Wenn das isolierte Plasmastück genügend groß und nur einfach befruchtet war, so spielt sich in ihm ein normaler Teilungsprozeß ab, es kommt sogar nach einiger Zeit zur Ausbildung einer Larve, in welcher alle Zellkerne nur väterliches Chromatin enthalten. So bildet dieser experimentell hervorgerufene Prozeß, der in der Literatur als Merogonie bekannt ist, gewissermaßen ein Seitenstück zur Parthenogenese, bei welcher die Larven nur mit Kernen und mit Chromatin mütterlicher Herkunft ausgestattet sind.

Im letzten Jahrzehnt sind von verschiedenen Forschern Versuche angestellt worden, bei Eiern von Tieren, welche normalerweise keine Parthenogenese zeigen, durch äußere Eingriffe Entwicklung ohne vorhergegangene Befruchtung hervorzurufen. Die Eingriffe waren bald chemische, bald thermische, bald mechanische. Nur einige wenige Objekte haben sich bisher für derartige Experimente als geeignet erwiesen und gute Resultate ergeben. Als geeignet sind in erster Linie wieder die Eier von Seeigeln und Seesternen, von einigen Mollusken und Ringelwürmern, aber auch sogar von unseren beiden, gewöhnlichen Froscharten (Rana fusca und Rana esculenta) zu nennen.

Wenn wir zuerst mit der Besprechung der chemischen Eingriffe beginnen, so wurden dieselben in der Weise ausgeführt, daß Meerwasser entweder mit $Mg\,Cl_2$ oder $Ka\,Cl$ oder $Ca\,Cl_2$ in verschiedenen Prozenten versetzt wurde. In dieselbe brachte der Experimentator unbefruchtete Eier von Seesternen und Seeigeln und ließ sie darin eine Viertel- bis zwei Stunden verweilen; hierauf wurden sie wieder in reines Meerwasser zurückgebracht. Durch vieles Ausprobieren wurden geeignete Mischungen und Verfahren ermittelt, durch welche Eier zur Abscheidung einer Dotterhaut, zur Teilung und weiteren Entwicklung gebracht werden konnten. Allerdings wurde auch bei den günstigsten Resultaten eine gleichmäßige Einwirkung der chemischen Reizmittel auf das Eimaterial nicht erreicht. Denn von Tausenden von Eiern entwickelten sich in den einzelnen Versuchen immer nur ein bald kleinerer, bald größerer Prozentsatz und auch dieser oft in unregelmäßiger Weise. Einige Seeigeleier starben schon auf dem ersten Teilungsstadium ab, andere entwickelten sich bis zur Keimblase, ehe sie zerfielen; nur ein Teil ließ sich bis zu frei herumschwimmenden Plutei züchten, wenn in den Kulturen gerade das geeignetste Mischungsverhältnis der Salzlösungen und die richtige Dauer ihrer Einwirkung getroffen war. Das Verfahren ist launenhaft und von manchen Kleinigkeiten abhängig. Versuche, die im Laboratorium am Atlantischen Ozean gute Resultate geliefert hatten, verliefen ergebnislos, als sie an der gleichen Seeigelart und genau in derselben Weise an der Zoologischen Station in Neapel ausgeführt wurden.

Übrigens kann der Experimentator dieselben Eier auch noch durch manche ganz anders geartete Eingriffe zur Entwicklung anregen, durch Einleiten von Kohlensäure durch das Meerwasser oder dadurch, daß unbefruchtete Eier plötzlich wenige Minuten bis zu einer höheren Temperatur erwärmt und sofort wieder abgekühlt werden, oder durch mechanische Eingriffe. So teilten sich Seesterneier, als sie auf einem bestimmten Stadium während der Auflösung des Keimbläschens vorsichtig geschüttelt wurden. Ferner begannen sich sogar direkt dem Uterus entnommene Eier von Rana fusca in einem großen Prozentsatz zu entwickeln, als sie einzeln mit einer feinen, scharf zugespitzten Platinnadel vorsichtig angestochen und mit Wasser übergossen wurden. Von ihnen starben die meisten allerdings schon während früher Teilungsstadien ab, einige aber wandelten sich in eine Gastrula um, und von diesen ließ sich ein Teil noch wochenlang weiter züchten. Auch unter ihnen wird, je älter die Larven werden, der Prozentsatz der überlebenden immer geringer. Von 10 000 angestochenen Eiern von Rana fusca kamen nur 120 Larven zum Ausschlüpfen aus den Gallerthüllen und von diesen konnten wieder nur drei Larven bis zur Metamorphose gebracht werden. Alles dies deutet darauf hin, daß die durch künstliche Reizmittel zur Entwicklung gebrachten Froscheier nur wenig lebenskräftig sind.

Die chemische Theorie der Befruchtung.

Die Entdeckung, daß die Eier mancher Tiere sich durch chemische Eingriffe zu einer Entwicklung, die sonst ausgeblieben sein würde, anregen lassen, hat vorübergehend zu irrigen Auffassungen geführt, die durch die Tages-

literatur in Laienkreisen weiter verbreitet wurden und auch in den Ideengängen biologisch ungeschulter Forscher eine Bedeutung gewonnen haben. Glaubte man doch allen Ernstes eine Grundlage für eine chemische Theorie der Befruchtung gewonnen zu haben und jetzt auf dem besten Wege zu sein, das Wesen der Befruchtung als einen chemisch-physikalischen Prozeß erklären zu können. In humoristisch-scherzhafter Weise hat Boltzmann, der jüngst verstorbene, ausgezeichnete Professor der mathematischen Physik in Wien, diesen Gedankengang in einer 1905 erschienenen populären Schrift zum Ausdruck gebracht. Auf seiner Vortragsreise in Amerika hatte er Gelegenheit den amerikanischen Physiologen Loeb in seinem Laboratorium bei St. Francisco zur Zeit zu besuchen, als er gerade mit seinen bekannten Experimenten beschäftigt war, und fand hier die Anregung zu folgender Betrachtung: ,,Loeb experimentierte", so lauten seine Worte, ,,mit Tiergattungen, wo Parthenogenese niemals vorkommt, mit Seeigeln und Seesternen, und zeigte, daß auf deren Eier die gleichen Wirkungen, die sonst nur der männliche Samen erzeugt, durch vollkommen leblose Säuren ausgeübt werden können, so daß sich die der Wirkung von Kohlensäure, Buttersäure oder Propylessigsäure unter passenden Umständen ausgesetzten Eier gerade so entwickeln wie normal befruchtete." ,,Man begreift, wie wichtig die Entdeckung ist, daß sich ein Prozeß, der bisher nur als Folge einer besonderen Lebenstätigkeit angesehen wurde, auch durch rein chemische Reagenzien herbeiführen läßt; und wenn derselbe nicht bloß für die Seeigel, sondern auch für Lebewesen bis zum Menschen hinauf gilt, welche sozialen Umwälzungen werden daraus folgen! Eine Frauenemanzipation, wie sie die heutigen Frauenrechtlerinnen nicht einmal träumen. Der Mann wird einfach überflüssig. Ein Fläschchen mit geschickt gemischten Chemikalien gefüllt, ersetzt ihn vollständig. Dabei kann noch die Vererbung viel rationeller betrieben werden als jetzt, wo sie so vielen Zufälligkeiten unterworfen ist. Nicht lange, und man findet, welche Mischung Knaben, welche Mädchen liefert, und da die ersteren vollkommen überflüssig sind, werden davon nur wenige Exemplare für die zoologischen Gärten erzeugt."

Von biologischer Seite ist manches gegen die chemische Theorie der Befruchtung, die uns in anderer Form auch sonst noch in der Literatur begegnet, einzuwenden. Es ist unrichtig zu glauben, man habe durch chemische Flüssigkeiten die Befruchtung des Eies ersetzt oder auch nur einzelne Seiten dieses Vorgangs nachgeahmt oder man sei jetzt auf dem besten Wege, die Befruchtung als einen chemischen Prozeß zu erklären. Denn alle diese Experimente haben eigentlich mit dem Befruchtungsvorgang überhaupt gar nichts zu tun. Die in ihnen angewandten Mittel sind nur Reize, durch welche eine Fähigkeit, die schon in der Organisation des Eies von Haus aus gegeben ist, die Fähigkeit sich zu teilen, sich zu entwickeln und einen fertigen Organismus zu liefern, veranlaßt wird, in Aktion zu treten; oder es wird durch sie, wenn wir uns der Sprachweise der Physiker bedienen wollen, die Umsetzung von Spannkraft in lebendige Kraft ausgelöst. Mit der Natur des Entwicklungsprozesses hat das angewandte Mittel, welches den Anstoß gibt oder auslösend wirkt, gar nichts

9*

zu tun; daher es denn auch ganz gleichgültig ist, ob die Entwicklung durch ein chemisches oder thermisches oder mechanisches Mittel in den Gang gebracht wird, wie es auch gleichgültig ist, ob dieses oder jenes Salzgemisch verwendet wird, wenn es überhaupt nur vom Ei vertragen wird und der Entwicklungsmaschine, welches eben einzig und allein das Ei ist, den gewünschten Anstoß gibt. Schon jetzt hat man als Entwicklungserreger Gemische mit $Mg\,Cl_2$ oder $Ka\,Cl$ oder $Ca\,Cl_2$ oder mit Kohlensäure oder mit Butter- und Propionsäure usw. mit Erfolg benutzt. Mit Geduld und Geschick beim Probieren wird man noch 10, 20 und viel mehr Substanzen ausfindig machen können, mit denen sich ähnliche Resultate gewinnen lassen.

Die biologische Theorie der Befruchtung.

Und nun vergleichen wir hiermit den Vorgang der Befruchtung. Zwar ist es richtig, daß durch ihn in der Regel das Ei ebenfalls erst zur Entwicklung angeregt wird, wodurch der Schein einer Übereinstimmung mit der Wirkung der oben aufgeführten Mittel beim oberflächlichen Beobachter erweckt werden kann. Die Entwicklungserregung tritt aber bei der Befruchtung nicht immer ein. Denn in manchen Fällen müssen die befruchteten Eier, wie z. B. die sogenannten Wintereier der Arthropoden erst ein monatelanges Ruhestadium durchmachen, ehe sie sich zu entwickeln beginnen. Die Entwicklungserregung ist überhaupt bei der Befruchtung nur ein untergeordneter Vorgang. Die Hauptsache bei ihr ist die Vereinigung von zwei lebenden Zellen und die auf diesem Wege ermöglichte Kombination der Eigenschaften der zwei bei der Zeugung beteiligten Individuen. Wie kann man bei dieser Sachlage von einer chemischen Erklärung oder von einer Nachahmung oder von einem Ersatz der Befruchtung reden! Denn wer wird wohl glauben, daß durch ein Salzgemisch die Eigenschaften des männlichen Erzeugers auf die Eizelle übertragen, also die vererbende Kraft der Samenkörper ersetzt werden könne? Ein Ersatz würde doch nur in dem Fall geschaffen sein, wenn der Experimentator auf künstlichem Wege eine männliche Keimzelle erzeugen und durch sie mit neuem Idioplasma neue erbliche Eigenschaften auf das Ei übertragen könnte! Also hat die durch experimentelle Eingriffe der verschiedensten Art hervorgerufene Entwicklung der Eizelle mit der Befruchtung überhaupt gar nichts zu tun; sie ist eine Entwicklung ohne Befruchtung, sie reiht sich daher an die Parthenogenese an und kann von dem durch Bonnet zuerst beobachteten natürlichen Vorgang als experimentelle oder künstliche Parthenogenese unterschieden werden, und diese kann wieder, je nach den angewandten Mitteln, deren Zahl eine sehr große ist, eine chemische, eine thermische, eine mechanische, eine traumatische usw. sein.

Beim Vergleich der natürlichen mit der experimentellen Parthenogenese sollte übrigens nicht übersehen werden, wie verschieden dieselben in ihren Endergebnissen sind. Jene liefert durchweg normale und lebenskräftige, zur Erhaltung der Art taugliche Individuen. Dagegen stellen alle chemischen Mittel, die zur Erzielung künstlicher Parthenogenese verwandt werden, nichts

weniger als ein Lebenselixier dar. Die mit ihnen behandelten Eier werden mehr oder minder geschädigt, und wenn sie nicht schon gleich am Beginn der Entwicklung absterben, so liefern sie krankhafte, verkrüppelte oder geschwächte Larven. Wie die chemischen verhalten sich in dieser Beziehung auch die thermischen und die mechanischen Eingriffe. Während 10 000 befruchtete Froscheier auch ebenso viele gesunde Larven liefern, wenn sonst die Bedingungen günstige sind, konnten von ebenso vielen angestochenen, parthenogenetischen Eiern nur 120 Larven zum Ausschlüpfen aus den Gallerthüllen und von diesen wieder nur drei bis zur Metamorphose gebracht werden.

5. Furchungsprozeß, Blastula, Gastrula, Keimblattlehre.

Die ersten Entwicklungsprozesse des Eies nach der Befruchtung bis zur Bildung der beiden primären Keimblätter zeigen im ganzen Tierreich so viele prinzipielle Übereinstimmungen, daß sich eine gemeinsame Besprechung derselben bequem durchführen läßt. Nachdem sich Eikern und Samenkern miteinander verbunden haben, beginnt eine Periode, in welcher das Ei rasch nacheinander in 2, 4, 8, 16, 32 und mehr Teilstücke oder Embryonalzellen zerlegt wird. Schließlich besteht es aus vielen hundert Zellen, die in demselben Maße, als die Zerlegung fortschreitet, immer kleiner geworden sind. In der Embryologie nennt man diese Periode den Furchungs- oder Teilungsprozeß. Der Name Furchung stammt noch aus der Zeit vor der Begründung der Zelltheorie und wurde von den französischen Forschern Prevost und Dumas eingeführt, als sie im Jahre 1824 auf der Oberfläche des relativ großen Froscheies bald nach der Befruchtung mittels Lupenvergrößerung Furchen entstehen sahen, die an Zahl immer mehr zunahmen und dementsprechend die Oberfläche in immer kleiner werdende Felder zerlegten. Sie glaubten, daß die Furchen nur ein wenig in die Eirinde einschnitten und durch die Einwirkung der Samenflüssigkeit hervorgerufen seien. Daß sie nach innen in Teilebenen übergehen und so den ganzen Eiinhalt in Teilstücke, die Zellen sind, zerlegen, wurde erst allmählich nach Begründung der Zellentheorie und bei ihrem Ausbau festgestellt. Der Name Furchungsprozeß aber ist seit jener Zeit geblieben, obwohl es richtiger wäre, nur von einem Teilungsprozeß zu sprechen.

Furchungsprozeß.

Bei jeder Teilung sind Kern und Protoplasma gemeinsam tätig, doch kommt hierbei dem erstern die mehr führende Rolle zu. Denn der Kern zeigt die ersten und am meisten auffallenden Veränderungen; er durchläuft allmählich die schon früher besprochene Reihe von karyokinetischen Figuren, durch welche seine Substanz in zwei gleiche Hälften zerlegt wird (Fig. 9 *F* u. *G*). Im Zusammenhang hiermit ordnet sich das Protoplasma um die beiden Enden der Kernspindel und die dort gelegenen Zentrosomen in zwei Strahlensysteme an, die erst klein beginnen und dann entsprechend den einzelnen Stadien der Karyokinese an Ausdehnung so lange zunehmen, bis sie den ganzen Eiinhalt in zwei strahlige und um die Zentrosomen zentrierte Hälften umgewandelt haben. Die hierdurch im Innern schon vorbereitete Scheidung der

Substanzen kommt dann auch äußerlich zum Ausdruck. Entsprechend einer Ebene, welche die Mitte der Spindel senkrecht zu ihrer Längsachse schneidet (Fig. 9, *G*), entsteht eine Ringfurche an der Oberfläche des Eies; rasch tiefer einschneidend zerlegt sie die Eisubstanz in kurzer Zeit in zwei meist gleich große Hälften, von denen eine jede die Hälfte der Spindel mit einer Gruppe der Tochterchromosome, die Hälfte der Kernspindel und ein protoplasmatisches Strahlensystem erhält. In jeder der beiden Tochterzellen, die sich an ihrer Berührungsfläche zu Halbkugeln abplatten, entsteht jetzt wieder ein bläschenförmiger Kern (Fig. 9, *H*) aus jeder Gruppe der Tochterchromosomen. Sein Chromatin beginnt in der jetzt folgenden Ruhepause sich rasch wieder so weit zu vermehren, bis es das Volumen vor der ersten Teilung erreicht hat, worauf eine neue Teilperiode eintritt; und so geht es fort in rascher Folge.

Gesetz des proportionalen Kernwachstums.

Schon früher wurde darauf aufmerksam gemacht, daß das Chromatin des Keimkernes zur Hälfte vom Eikern (Fig. 9, *G* u. *H*, *wch*), zur Hälfte vom Kopf des eingedrungenen Samenfadens (Fig. 9, *G* u. *H*, *mch*) abstammt und in diesem Verhältnis durch die Karyokinese auf die beiden ersten Tochterzellen verteilt wird. Wahrscheinlich wird dieser Verteilungsmodus auch weiter beibehalten werden, da manche Gründe sich zugunsten einer derartigen Annahme geltend machen lassen. Wir gelangen auf diesem Wege zu zwei hochbedeutsamen Ergebnissen. Einmal leiten sich alle Kerne des erwachsenen Tieres vom ursprünglichen Keimkern durch eine unendlich lange Folge von Teilungsprozessen her, in der Weise, daß das Chromatin in periodischer Folge sich bis zu einem bestimmten Maximum vermehrt und darauf in zwei Hälften geteilt wird (Gesetz des proportionalen Kernwachstums). Zweitens enthält infolge dieses Prozesses jeder der so entstandenen zahllosen Kerne zu gleichen Teilen väterliches und mütterliches Chromatin, das heißt Chromatin, welches in letzter Instanz infolge des Befruchtungsprozesses teils vom Vater durch den Samenkern, teils von der Mutter durch den Eikern abstammt. Der Lehrsatz: omnis cellula e cellula findet so seine notwendige Ergänzung in dem gleichwichtigen Zusatz: o m n i s n u c l e u s e n u c l e o.

Von dieser allgemeinen Gesetzmäßigkeit abgesehen bietet der Furchungsprozeß der Eier in den einzelnen Stämmen, Klassen und Abteilungen des Tierreiches erhebliche Verschiedenheiten dar. Von den wichtigsten derselben einen systematischen Überblick zu gewinnen, wird unsere nächste Aufgabe sein.

Verschiedener Bau der Eizellen.

Für den verschiedenen Verlauf des Furchungsprozesses ist fast ausschließlich maßgebend der gröbere Aufbau der unbefruchteten und der befruchteten Eizelle aus Protoplasma und Reservestoffen und die hiervon abhängige Lage des Eikerns. Je nachdem die Reservestoffe in geringerer oder größerer Menge vorhanden und in dieser oder jener Weise angeordnet sind, kann man verschiedene Typen von Eiern aufstellen, von denen drei am weitesten verbreitet und für uns am wichtigsten sind, nämlich der isolecithale, der telolecithale und der centrolecithale Typus.

Isolecithale Eier.

Im i s o l e c i t h a l e n Typus sind die Eier verhältnismäßig klein und nur wenig mit Reservestoffen ausgerüstet, die im Protoplasma mehr gleichmäßig

verteilt sind. Beispiele liefern uns hierfür die Eier der Seeigel (Fig. 4) unter den Wirbellosen, unter den Wirbeltieren die Eier des Amphioxus, der Säugetiere und des Menschen; nicht selten sind diese Eier so klein, daß sie eben noch mit unbewaffnetem Auge zu erkennen sind.

Telolecithale Eier.

Beim telolecithalen Typus sind die Eier in viel reicherem Maße mit Reservestoffen ausgerüstet und dementsprechend größer geworden. Sie können bei manchen Tierarten ganz riesige Dimensionen erreichen, wie im Eigelb des Hühner- oder gar des Straußeneies. Trotzdem bewahren sie auch in diesen Fällen den Formwert einer einfachen Zelle. Indem Dotterplättchen und Schollen, Dotterkugeln aus Fett oder Protein und Lecithinstoffen dicht gedrängt nebeneinander liegen (Fig. 13 u. 14), wird das eigentliche Protoplasma zu einem feinen Gerüstwerk umgewandelt, welches die Lücken wie ein Mörtel ausfüllt.

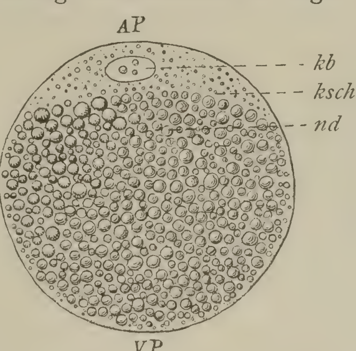


Fig. 13. Schema eines Eies mit polständigem Nahrungsdotter. Der Bildungsdotter bildet am animalen Pol *AP* eine Keimscheibe (*ksch*), in welcher das Keimbläschen (*kb*) eingeschlossen ist. Der Nahrungsdotter (*nd*) füllt den übrigen Eiraum nach dem vegetativen Pol (*VP*) zu aus. Nach Hertwig.

Fig. 14. Schema eines Eies mit mittelständigem Nahrungsdotter. Das Keimbläschen (*kb*) nimmt die Mitte des Nahrungsdotters (*nd*) ein, welcher von einem Mantel von Bildungsdotter (*bd*) eingehüllt wird.

Mit der stärkeren Ansammlung von Nährmaterial geht regelmäßig auch eine polare Differenzierung des Dotters Hand in Hand (Fig. 13). Sie wird dadurch hervorgerufen, daß die Ablagerung des Deutoplasma (*nd*) in einer Hälfte der Eikugel reichlicher als in der anderen erfolgt. Hierdurch bildet sich zwischen beiden ein wichtiger Gegensatz aus, der sich an verschiedenen Merkmalen erkennen läßt und während längerer Zeit den ersten Entwicklungsstadien ein charakteristisches Gepräge verleiht. In der Regel ist das Deutoplasma viel schwerer als das Protoplasma. Dadurch erhält die Eikugel, wenn sie sich frei bewegen kann, eine feste Ruhelage im Raum, indem die dotterreichere Hälfte sich nach abwärts (*VP*), die protoplasmatische nach aufwärts richtet (*AP*). Eine Linie, welche die Mittelpunkte der beiden verbindet, hat daher das Bestreben, sich lotrecht einzustellen, und wird als Eiachse (Fig. 13) bezeichnet. Ihre beiden Endpunkte bilden den oberen oder animalen (*AP*) und den unteren oder vegetativen Pol der Eikugel (*VP*). Ebenso kann man auch ihre protoplasma- und ihre deutoplasmareichere Hälfte als die animale und als die vegetative unterscheiden.

Die polar-differenzierten Eier zerfallen wieder in zwei wichtige Untergruppen. In der einen geht die vegetative Hälfte mehr allmählich in die animale über. Das Ei erreicht den Umfang eines Hirsekorns oder einer Erbse.

Bei der Furchung wird sein ganzer Inhalt in 2, 4, 8 Stücke und so weiter zerlegt; ein bekanntes Beispiel dieser Art ist das Froschei. Bei ihm ist die polare Differenzierung auch leicht an der verschiedenen Färbung der beiden Hälften zu erkennen; bei Rana fusca z. B. ist die animale Hälfte durch braune Pigmentkörnchen, die in der Rindenschicht abgelagert sind, braunschwarz gefärbt, während die vegetative wegen der fehlenden Pigmentierung hellgelb aussieht.

Bei der zweiten Untergruppe ist es zu einer noch schärferen Sonderung zwischen einem vegetativen und einem animalen Abschnitt des Inhalts dadurch gekommen, daß sich vom ersteren eine meist kleine Menge von Protoplasma schärfer abgesondert und die Form einer Scheibe (Discus proligerus) angenommen hat, welche die Umgebung des animalen Poles einnimmt (Fig. 13, *Ksch*). Hiermit hängt in der Folge eine sehr tiefgreifende Abänderung des ganzen Furchungsprozesses zusammen. Derselbe bleibt nämlich nur auf die Keimscheibe beschränkt, während der größere vegetative Abschnitt überhaupt nicht in Zellen zerlegt wird und an der Entwicklung keinen direkten Anteil nimmt. So bildet sich der schon im unbefruchteten Ei vorhandene Gegensatz mit der fortschreitenden Entwicklung von Tag zu Tag schärfer aus. Denn nur die in Zellen zerlegte Keimscheibe wird zur Ausbildung der einzelnen Organe des Embryos verwandt, die vegetative Hauptmasse des Eies bleibt dagegen mehr oder minder unverändert und wird allmählich als Nahrungsmaterial aufgebraucht; sie wird daher häufig auch als Nahrungsdotter (vitellus nutritivus), die Keimscheibe aber als Bildungsdotter (vitellus formativus) bezeichnet. Eine so weit getriebene Sonderung findet sich unter den Wirbeltieren in der Klasse der Fische, Reptilien und Vögel, unter den Wirbellosen bei den Cephalopoden. In der Klasse der Vögel erreichen auch die Eizellen die größten Dimensionen, wie im Eigelb vom Huhn und vom Strauß.

Hühnerei. Da von alten Zeiten her das Hühnerei am häufigsten für embryologische Untersuchungen gedient hat, ist es wohl am Platz, mit ein paar Sätzen auf seine Zusammensetzung noch etwas näher einzugehen und es als Beispiel für die zweite Untergruppe zu benutzen (Fig. 15). Im abgelegten Hühnerei ist nur das sogenannte Gelbei die zu außerordentlicher Größe herangewachsene weibliche Keimzelle, wie es denn auch allein im traubenförmigen Eierstock ausgebildet worden ist. Alles übrige sind verschiedenartige Hüllen, welche erst im Eileiter als Zutaten hinzugesellt worden sind: das Eiweiß, die Schalenhaut und die Kalkschale. Das Gelbei wird von einem dünnen und festen Häutchen, der Dottermembran (*vt*), eingeschlossen. In seinem Inhalt findet sich die sehr kleine Keimscheibe (*bl*), in welcher während der Ausbildung im Eierstock das Keimbläschen eingeschlossen ist; sie wird im Volksmund auch Hahnentritt genannt; sie schwimmt im Eigelb immer oben auf und zeigt uns den animalen Pol an, da sie aus dem leichtern Bildungsdotter, aus feinkörnigem Protoplasma, besteht. Alles übrige ist Nahrungsdotter, der am Furchungsprozeß unbeteiligt bleibt und aus zahllosen Dotterkügelchen zusammengesetzt ist.

Nach der verschiedenen Beschaffenheit und Färbung der letzteren zerfällt er in den weißen (*wy*) und den gelben Nahrungsdotter (*yy*), die in dünneren und dickeren Kugelschalen miteinander abwechselnd um einen zentralen Kern von weißem Dotter (*wy*) (der Latebra) angeordnet sind. Wenn die reife Eizelle aus dem Eierstock ausgetreten und in den Eileiter gelangt ist, wird sie gleich am Anfang desselben befruchtet und zuerst mit einer dicken Eiweißhülle, dann mit einer Faserhaut und zum Schluß mit einer Kalkschale umgeben. Diese Umhüllungen bilden sich um das Gelbei, während es sich langsam von der inneren zur äußeren Öffnung des Eileiters fortbewegt, in zwei verschiedenen Abschnitten desselben als Absonderungen von zwei verschiedenen, in seiner Wand gelegenen Drüsen. Während der Absonderung des Eiweißes (*w*) (Albumen) im ersten Abschnitt entstehen noch zwei eigentümliche, spiralig aufgewundene Stränge von dichterem Eiweiß, die Hagelschnüre oder Chalazen (*chl*), welche sich von zwei entgegengesetzten Stellen der Eikugel durch das flüssige Albumen hindurch zu dem stumpfen und dem spitzen Pole des Eies begeben. Die das Eiweiß nach außen abschließende Schalenhaut ist aus festen, verfilzten Fasern zusammengesetzt und in zwei Lamellen zerlegbar. Diese weichen, wenn das Ei nach außen abgelegt worden ist, an seinem stumpfen Pol auseinander (*sm* u. *ism*) und lassen dadurch einen Hohlraum entstehen, der sich mit Luft füllt und daher Luftkammer (*ach*) genannt wird. Die Luftkammer dehnt sich während der Bebrütung von Tag zu Tag mehr aus; sie dient dem sich entwickelnden Hühnchen zur Atmung. Die Kalkschale (Testa) (*s*) bildet sich zuletzt, indem Kalkkristalle, die von kalksezernierenden Drüsen abgeschieden werden, auf die Faserhaut abgelagert und aus einer anfangs weichen in eine allmählich erhärtende Schicht umgewandelt werden. Sie ist von zahlreichen Porenkanälchen durchsetzt, so daß atmosphärische Luft durch sie zum Eidotter hindurchtreten kann. Für die Entwicklung des Hühnchens während der Bebrütung ist dies unbedingt nötig, da bei der Bildung der embryonalen Zellen ein starker Sauerstoffverbrauch stattfindet. Werden daher die Poren der Kalkschale durch einen Anstrich mit Öl oder Firnis verschlossen, so hört die Entwicklung des be-

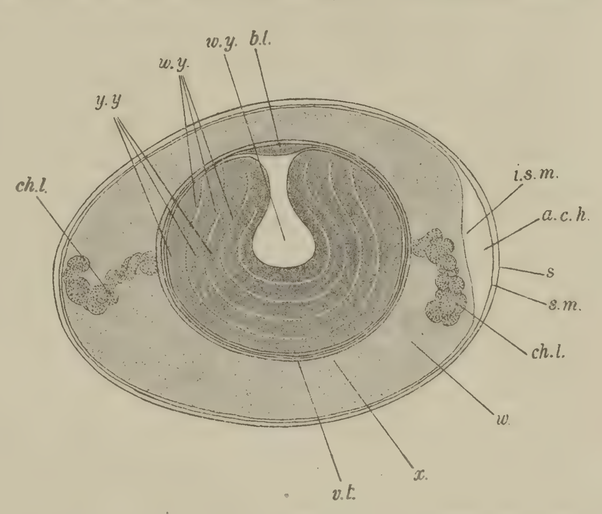


Fig. 15. Schematischer Längsschnitt eines unbebrüteten Hühnereies. (Nach Allen Thomson, etwas verändert.) *b.l.* Keimscheibe; *w.y.* weißer Dotter, derselbe besteht aus einer zentralen, flaschenförmigen Masse und einer Anzahl konzentrisch den gelben Dotter *y.y.* umgebender Schichten; *v.t.* Dotterhaut; *x.* etwas flüssige Eiweißschicht, welche den Dotter unmittelbar umgibt; *w.* Eiweiß, aus abwechselnd dichteren und flüssigen Lagen zusammengesetzt; *ch.l.* Chalazen (Hagelschnüre); *a.ch.* Luftkammer am stumpfen Ende des Eies; sie ist einfach ein Zwischenraum zwischen den beiden Schichten der Schalenhaut; *i.s.m.* innere, *s.m.* äußere Schicht der Schalenhaut; *s.* Schale.

brüteten Eies nicht nur in wenigen Stunden auf, sondern es schließt sich an den Stillstand bald auch der Tod und Zerfall des Keimes an.

Centrolecithale Eier.

Der dritte Typus der Eier endlich, der centrolecithale oder der polar differenzierte, soll uns nur kurz beschäftigen (Fig. 14). Im Stamm der Wirbeltiere wird er gar nicht vorgefunden, häufiger dagegen im Stamm der Arthropoden und besonders der Insekten. Wie schon im Namen ausgedrückt ist, hat hier auch eine Sonderung des mit Deutoplasma reich versorgten Eiinhalts in einen Bildungsdotter und einen Nahrungsdotter, wie bei Fischen, Reptilien und Vögeln, stattgefunden; während bei diesen aber der Bildungsdotter sich am animalen Pol als Keimscheibe abgesondert hat (Fig. 13, *ksch*), stellt er hier an der ganzen Oberfläche des Eies eine dickere, feinkörnige Rindenschicht dar (Fig. 14, *bd*) und schließt den zentral gelegenen Nahrungsdotter ein (*nd*), der gewöhnlich viele kuglige Fettropfen und andere stark lichtbrechende Dotterkonkremente enthält. Auch bei den centrolecithalen Eiern wird der Nahrungsdotter während des Furchungsprozesses gewöhnlich nicht in Zellen zerlegt; solche bilden sich bloß aus der Rindenschicht und liefern eine dünne Lage von Zellen, die Keimhaut, welche wie eine Blase den zentral gelegenen oder mittelständigen, nicht in Zellen abgeteilten Nahrungsdotter einschließt.

Teilungsregeln.

Die schon kurz besprochene Organisation des Eiinhalts, welche uns drei Typen mit mehreren Unterarten zu unterscheiden veranlaßt hat, übt einen wichtigen und tiefgreifenden Einfluß auf die Anfangsstadien des Entwicklungsprozesses in vielen Richtungen aus, auf die Lage des Keimkerns nach der Befruchtung, auf die Richtung und Aufeinanderfolge der Teilebenen, auf die Größe und Form der Teilstücke. Über diese Verhältnisse lassen sich vier Regeln aufstellen.

Erste Regel: Vom Kern wurde schon früher einmal hervorgehoben, daß, wenn er in Aktivität tritt, wie bei der Karyokinese, sich zwischen ihm und dem umgebenden Protoplasma innige Wechselwirkungen ausbilden. Ihren sinnfälligen Ausdruck finden dieselben in den Strahlenfiguren, zu denen sich die Protoplasmateilchen um den Kern und seine Centrosomen, wie Eisenfeilspäne um die Pole eines Magneten, anordnen (Fig. 16). Als Folge derartiger Wechselwirkungen läßt sich die allgemeine Regel aufstellen, daß der Kern stets in der Mitte seiner Wirkungssphäre gefunden wird. Daher sehen wir in kleinen, isolecithalen Eiern (Fig. 16) nach der Befruchtung den von einer Strahlensphäre umgebenen Keimkern sich nach dem geometrischen Mittelpunkt bewegen und sich, wenn das Ei eine Kugel ist, in ihrem Zentrum, dagegen wenn es eine ovale Form hat, in der Mitte der die beiden Pole verbindenden Längsachse einstellen. Von dieser Normalstellung treten indessen Abweichungen ein, wenn in das Protoplasma Reservestoffe in größerer Masse abgelagert und in ungleichmäßiger Weise verteilt sind. Denn diese sind ja eine rein passive Masse, welche an den Bewegungsvorgängen von Kern und Protoplasma und an den zwischen ihnen stattfindenden Wechselwirkungen direkt nicht teilnimmt.

Daher kann der Keimkern an einem polar differenzierten Ei, wenn es Kugelform hat, nicht mehr im Zentrum gesucht werden, sondern er muß, um die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen, sich um so mehr in die Nähe des animalen Poles begeben, je mehr an ihm das Protoplasma angesammelt ist. Beim Froschei findet er sich daher oberhalb des Zentrums in der animalen Hälfte und bei den meroblastischen Eiern (Fig. 13, *kb*) der Fische, Reptilien und Vögel ist er noch weiter nach oben gerückt und ganz in die Keimscheibe (*ksch*) aufgenommen.

Zweite Regel: Als eine notwendige Ergänzung zu dieser Regel ergibt sich der weitere zweite Satz, daß durch die Verteilung und Konzentration des Protoplasma auch die Lage der Spindel, wenn sich der Kern zur Teilung anschickt, bestimmt werden muß. Die beiden Pole der Teilungsfigur müssen in der Richtung der größten Protoplasmamassen zu liegen kommen, etwa in derselben Weise, wie die Lage der Pole eines Magneten durch Eisenteile in seiner Umgebung beeinflußt wird. Demnach kann in einem isolecithalen, kugeligen Ei mit gleichmäßiger Verteilung des Protoplasma die Achse der zentral gelegenen Kernspindel mit der Richtung eines beliebigen Radius, dagegen in einem entsprechenden, aber oval geformten Ei nur mit seinem längsten Durchmesser zusammenfallen. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe, wie der Keimscheibe der meroblastischen Eier stellt sich die Spindelachse parallel zur Oberfläche in einem beliebigen Durchmesser, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur in dem längsten Durchmesser ein. Ferner muß bei ungleichmäßig erfolgter, massenhafter Ablagerung von Deutoplasma auch die Spindel in den protoplasmareicheren Abschnitt der Zelle, also nach dem animalen Pol des Eies zu, verschoben werden.

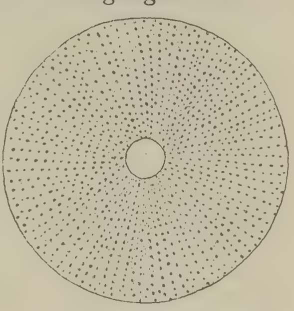


Fig. 16. Befruchtetes Seeigelei nach der Verschmelzung von Ei- und Samenkern. Der Eiinhalt ist um den zentral gelegenen Keimkern zu einer Strahlenfigur angeordnet. Nach Hertwig.

Dritte Regel: Von der Lage und Stellung der Kernspindel in der Zelle wird aber wieder die Ausbildung der Teilebene vollständig bestimmt. Denn sie erfolgt immer in der Weise, daß sie die Achse der Kernspindel in ihrer Mitte und unter rechtem Winkel schneidet (Fig. 10, *E* u. *F*). Eine Zelle muß daher, wie die Physiker sagen, in einer Fläche minimae areae geteilt werden.

Indem wir in der angegebenen Weise aus den Wechselbeziehungen von Protoplasma und Kern die Gesetzmäßigkeiten des Teilungsprozesses des Eies und seine zahlreichen, verschiedenen Modifikationen herleiten, wird uns jetzt auch noch eine vierte Regel verständlich werden, welche lautet: Die Schnelligkeit, mit welcher sich eine Zelle teilt, ist proportional der Konzentration des in ihr befindlichen Protoplasma. Protoplasmareiche Zellen teilen sich rascher als protoplasmaärmere, aber dotterreichere. Um dies zu verstehen, hat man sich daran zu erinnern, daß die Reservestoffe nur ein passives, in das Protoplasma eingelagertes Material darstellen, während die Arbeit der Teilung allein von den aktiven Substanzen der Zelle, von Kern und Protoplasma, ver-

richtet wird. Die Teilung muß daher um so mehr erschwert werden, je mehr passive Substanz von der Zelle mit bewältigt werden muß. In Übereinstimmung hiermit werden wir denn auch später sehen, daß bei den polar differenzierten Eiern alle Teilungsprozesse vom animalen Pole ihren Ausgang nehmen und langsam nach dem vegetativen Pol fortschreiten, um dort ihren Abschluß zu finden. Auch wird es uns verständlich werden, daß wenn die Ansammlung von Deutoplasma ein gewisses Maß überschreitet, das Protoplasma es überhaupt nicht mehr zu bewältigen fähig ist und daß die Teilung dann nur auf den protoplasmatischen Abschnitt der polar differenzierten Eier der Fische, Reptilien und Vögel, d. h. auf die Keimscheibe beschränkt bleibt.

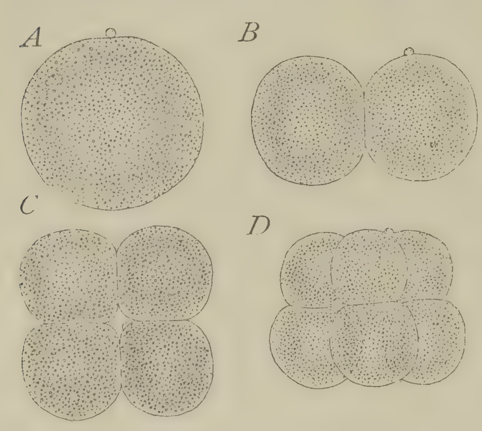


Fig. 17. Erste Teilungsstadien von Amphioxus lanceol. Nach HATSCHEK. *A* Ungeteiltes Ei mit Polzelle. *B* In zwei Tochterzellen geteiltes Ei. *C* In vier Embryonalzellen geteiltes Ei, von oben gesehen. *D* Achtzelliges Stadium in seitlicher Ansicht.

Nachdem diese allgemeinen Gesichtspunkte zum besseren Verständnis vorausgeschickt worden sind, wollen wir nun einige wichtigere Verschiedenheiten, die der Furchungsprozeß in der Tierreihe darbietet, in das Auge fassen, und an einigen Beispielen erläutern. Gewöhnlich unterscheidet man drei Haupttypen, innerhalb deren dann weitere Unterarten auseinandergehalten werden können: I. die totale Teilung, die dann weiter in äquale, inäquale, und spiralische zerfällt, II. die partielle Teilung, III. die Vielzellbildung.

Die totale, äquale Teilung.

Bei der totalen Teilung wird das ganze Ei in zwei entweder gleich oder ungleich große Stücke vollständig zerlegt. Sie kommt bei Eiern vor, in denen die Ansammlung des Deutoplasma die Grenze, innerhalb deren eine Bewältigung und Zerlegung noch möglich ist, nicht überschritten hat. Sie findet sich also bei allen isolecithalen, aber auch bei einem großen Teil der telolecithalen Eier. Bei ersteren gestaltet sich die totale Teilung zu einer äqualen, bei letzteren zu einer inäqualen, doch so, daß Übergänge von einer zur anderen Gruppe herüberführen.

Als Beispiele für die äquale Teilung können die Eier der Seeigel oder des Amphioxus (Fig. 17) oder der Säugetiere dienen. Das kleine kugelige Ei wird bald nach der Befruchtung durch die erste Teilung in zwei Halbkugeln, diese werden durch eine zweite in vier Quadranten, durch eine dritte in acht Oktanten und so fort in geometrischer Progression in 16, 32, 64 und mehr Stücke zerlegt. Während des zweiten und dritten Stadiums läßt sich ein streng gesetzmäßiges Verhalten in der Richtung, welche die sich bildenden Furchungsebenen zueinander einhalten, erkennen. Die erste Ebene wird nämlich von der zweiten unter rechtem Winkel geschnitten; durch die Achse, in welcher sich die beiden ersten Ebenen schneiden, geht wieder die dritte unter einem rechten Winkel hindurch. Auch im weiteren Verlauf läßt sich im allgemeinen

feststellen, daß die nächstfolgende Teilebene die vorausgehende immer unter rechtem Winkel, und zwar in einer „Fläche minimae areae" durchtrennt. Die Zerlegung der Eier in Zellen erfolgt daher im großen und ganzen durch Teilebenen, die alternierend in den drei Richtungen des Raumes entstehen. Wenn wir uns der Benennungen auf der Erdkugel bedienen, so können wir die Enden der Eiachse als ihre Pole (animalen, bzw. vegetativen Pol), die beiden ersten Teilungsebenen als meridionale, die dritte als eine äquatoriale, ferner Ebenen, welche dem Äquator parallel verlaufen und in ihrer Richtung den Breitengraden der Erdkugel entsprechen, als latitudinale bezeichnen. Tangential endlich können solche Ebenen heißen, welche ein oberflächlich gelegenes Stück von einem zentralen trennen und mehr oder minder der Kugeloberfläche parallel gerichtet sind. Im weiteren Verlauf behalten übrigens die Teilebenen ihre ursprüngliche Lage zueinander gewöhnlich nicht bei. Da die Zellen infolge ihres Wasserreichtums weich sind, erleiden sie durch Gleitbewegungen Verschiebungen gegeneinander, die auf dem Stadium der Vierteilung am leichtesten zu erkennen und in manchen Fällen sehr erheblich sind. Während alle vier Zellen sich mit ihren oberen und unteren Enden am animalen und am vegetativen Pol treffen sollten, werden zwei von ihnen oben, die beiden anderen unten etwas zur Seite gedrängt. Infolgedessen stößt jetzt nur ein Zellenpaar am oberen Pol, das andere am unteren Pol mit einer queren Furche zusammen, die gewöhnlich als Brechungslinie beschrieben wird. In besonders prägnanter Weise ist eine derartige, durch Gleitbewegung herbeigeführte Veränderung in der ursprünglichen Lage der ersten vier Embryonalzellen in der Figur 18, dem Ei einer Sagitta, und in Figur 19, dem oval geformten Ei von Ascaris nigrovenosa, zu sehen. Wenn die Brechungslinie auch nicht immer so lang und deutlich wie in diesen zwei Beispielen ausfällt, so wird sie doch niemals ganz vermißt werden. Alle diese Erscheinungen der Zellenverschiebungen im Laufe des Furchungsprozesses lassen sich in physikalischer Beziehung nach dem von Plateau ermittelten Gesetz über die Anordnung von Blasen in schaumigen Gemischen erklären. Nach dem Plateauschen Gesetz nämlich ordnen sich die Scheidewände, welche in einem Schaum zur Abgrenzung der einzelnen Blasen oder „Zellen" dienen, nach dem Prinzip der kleinsten Flächen oder so an, daß bei dem gegebenen Volumen der einzelnen Blasen die Summe aller Oberflächen ein Minimum wird. „Hierbei treffen längs einer gemeinsamen Kante nie mehr als drei Lamellen zusammen unter gleichen Winkeln von 170° und in einem Punkt nur vier Lamellen."

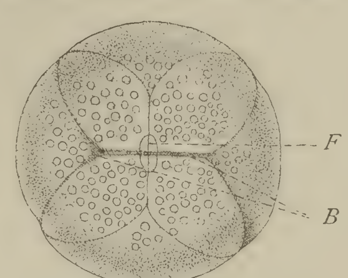
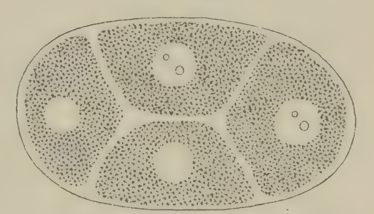


Fig. 18. Viergeteiltes Ei von Sagitta, vom animalen Pol aus gesehen. Nach O. Hertwig. *F* Furchungshöhle. *B* Brechungslinie.


Fig. 19. Viergeteiltes Ei von Ascaris nigrovenosa. Nach Auerbach.

Wenn durch fortgesetzte Teilungen, die sich in kurzen Intervallen und nach einem gewissen Rhythmus aufeinanderfolgen, 100 und mehr Embryonalzellen entstanden sind, so bilden sie einen kugligen Haufen, die Morula oder Maulbeerkugel (Fig. 33 *A*). Zu dem Vergleich mit der Frucht einer Maulbeere ist man geführt worden, weil auf diesem Stadium die noch relativ großen Embryonalzellen mit gewölbten Flächen nach außen hervorstehen und durch tiefe Furchen deutlich voneinander abgegrenzt sind. Während der Furchung tritt auch noch eine Veränderung im Innern des Zellenhaufens ein; es bildet sich durch Auseinanderweichen der Zellen ein mit Flüssigkeit erfüllter Hohlraum, der anfangs klein, allmählich an Ausdehnung gewinnt. Er heißt die Furchungshöhle.

Die totale, inäquale Furchung.

Als Beispiel für die inäquale Furchung soll uns das schon früher beschriebene Froschei dienen. Eine Stunde nach der Befruchtung hat sich dasselbe durch Ausstoßung von Flüssigkeit von der dicken Dotterhaut, welche nach außen noch von einer mächtigen, im Wasser aufquellenden Gallerte umschlossen ist, zurückgezogen, ist dadurch beweglich geworden und kann sich jetzt nach der Schwere seiner Substanzen im Raum orientieren; es kehrt also den schwarz pigmentierten animalen, leichteren Teil der Kugeloberfläche nach oben, was als ein sicheres Zeichen der eingetretenen Befruchtung angesehen werden kann. Denn das Froschei wird nicht sofort, wie das Seeigelei, beim Zusatz des Samens befruchtet, da die Samenfäden sich erst durch die dicke, quellende Gallerte hindurcharbeiten müssen, ehe einer von ihnen zur Eizelle selbst gelangt und in sie eindringt. Das Zurückziehen des Dotters von der Dotterhaut zeigt uns diesen Moment der eingetretenen Befruchtung an. Die alsdann erfolgenden beiden ersten Teilungen liefern zunächst wie bei dem äqualen Typus vier gleich große Teilstücke (Fig. 20, 1. 2. 4). Der inäquale Charakter der Furchung macht sich erst vom dritten Teilungsstadium an bemerkbar (Fig. 20, 8) und ist leicht aus folgenden Verhältnissen des Eibaues zu erklären. In jeder der vier Quadranten besitzt der obere Abschnitt infolge der früher besprochenen polaren Differenzierung des Eies mehr Protoplasma, der untere mehr Deutoplasma. Dementsprechend liegt der Kern in jedem Teilstück (Fig. 21) näher dem animalen Pol oberhalb des Äquators.

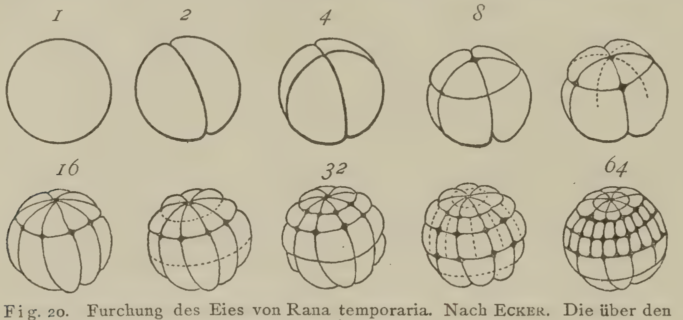


Fig. 20. Furchung des Eies von Rana temporaria. Nach ECKER. Die über den Figuren stehenden Zahlen geben die Anzahl der in dem betreffenden Stadium vorhandenen Segmente an.

Wenn sich derselbe zur nächsten Teilungsfigur umwandelt, muß sich die Achse der Spindel (*sp*) nach der früher besprochenen zweiten Teilungsregel in die längste Achse des Quadranten einstellen und in seinem oberen, animalen Abschnitt eingeschlossen sein. Ferner muß nach unserer dritten Regel die Tei-

lungsebene eine horizontale werden und da sie mehr oder minder weit oberhalb des Äquators entstehen muß, den Quadranten in ein oberes, schwarz pigmentiertes, protoplasmareicheres Stück und in einen erheblich größeren, unteren, dotterreicheren Abschnitt zerlegen (Fig. 21). Mit dem dritten Stadium ist mithin jetzt die Furchung eine inäquale geworden (Fig. 20, 8). Von den acht Zellen sind vier kleiner, vier erheblich größer; jene sind um den animalen, diese um den vegetativen Pol herumgruppiert und werden daher auch ebenso wie ihre Deszendenten als animale und als vegetative Zellen unterschieden. Im weiteren Verlauf der Furchung wird der Unterschied zwischen ihnen noch größer (Fig. 20, 16. 32. 64). Denn die animalen Zellen teilen sich nach kürzeren Intervallen, also häufiger als die vegetativen, da sie protoplasmareicher sind, was ja für die Schnelligkeit der Teilung nach unserer vierten Regel von großem Einfluß ist. So ist denn das Endergebnis der inäqualen Furchung eine Maulbeerkugel mit zwei ganz ungleichwertigen Hälften, nämlich mit einer nach oben gelegenen, animalen Hälfte kleiner, pigmentierter Zellen und mit einer nach abwärts gekehrten, vegetativen Hälfte mit viel größeren, dotterreichen, hellen Zellen. Der am Äquator gelegene ringförmige Substanzstreifen, der zwischen beiden Hälften einen Übergang vermittelt, heißt die Randzone. Der inäquale Charakter der Morula gibt sich außer in der Größe der Zellen an den beiden Polen auch noch in der Lage der Furchungshöhle zu erkennen. Diese ist weiter in die animale Hälfte hineingedrängt und da diese hierdurch noch leichter als die vegetative wird, so stellt sich auf diesem Stadium der animale Pol, wenn man die Eier zu drehen versucht, noch energischer und rascher als auf den Anfangstadien der Entwicklung nach oben ein.

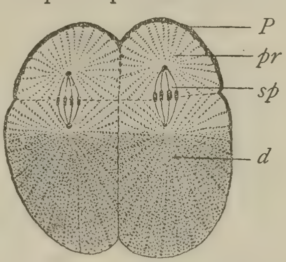


Fig. 21. Schema der Teilung des Froscheies auf dem dritten Stadium, auf dem sich die vier Zellen wieder in acht durch eine horizontale oder Latitudinalfurche zu teilen beginnen. *P* pigmentierte Oberfläche des Eies am animalen Pol; *pr* protoplasmatischer, *d* dotterreicher Teil des Eies; *sp* Kernspindel.

Wenn man den Furchungsprozeß bei sehr zahlreichen Vertretern aus allen Klassen des Tierreichs studiert, so kann man alle möglichen Übergänge in der Größe der Teilstücke zwischen äqualer und inäqualer Furchung beobachten. Von manchen Forschern wird sogar geltend gemacht, daß es eine absolut äquale Furchung vielleicht überhaupt nicht gibt, da bei genauer Messung sich geringe Differenzen wohl überall würden feststellen lassen. Wenn dies auch richtig sein mag, so wird dadurch die Zweckmäßigkeit, die beiden Furchungstypen zu unterscheiden, nicht getroffen. Denn Übergänge finden sich schließlich zwischen allen Formen des Furchungsprozesses vor, welche man überhaupt aufstellen kann. Welche überaus erheblichen Unterschiede in der Größe zwischen den am animalen und den am vegetativen Pol gelegenen Elementen auf dem Achtzellenstadium bestehen können, zeigt uns in lehrreicher Weise eine Zusammenstellung von vier verschiedenen Tieren. Bei Clepsine, einer Blutegelart, sind die vier animalen Zellen im Vergleich zu den vegetativen am kleinsten (Fig. 22, *A*), bei Rhynchelmis, einem Ringelwurm, haben

sie schon ein wenig an Größe gewonnen (Fig. 22, *B*), bei der Malermuschel (Unio) ist der Unterschied zwischen animalen und vegetativen Zellen (Fig. 22, *C*) etwa so groß wie beim Froschei (Fig. 20, 8), beim Amphioxus (Fig. 22, *D* u. 17, *D*) dagegen so gering, daß man das Beispiel auch zur äqualen Furchung hinzurechnen kann oder wie es ebenfalls geschehen ist, zur Aufstellung einer besonderen Unterart, der adäqualen Furchung, benutzt hat.

Promorphologie des Eies.

Außer der bisher erörterten polaren Differenzierung, welche den Verlauf der ersten Entwicklungsprozesse in so eingreifender und auffälliger Weise beeinflußt, gibt es noch eine feinere Organisation des unbefruchteten und befruchteten Eies, in welcher schon früh die spätere Grundform oder Promorphologie des fertig entwickelten Tieres gewissermaßen angedeutet ist. Deutlich erkennbar ist dieselbe allerdings nur in einer geringen Anzahl auserlesener Fälle, bei denen wir noch ihres weitreichenden Interesses wegen einen Augenblick verweilen wollen. Wie es eine Promorphologie des ausgebildeten Tieres gibt, so könnte man gleichsam auch von einer Promorphologie des Eies reden. Dieselbe wird dadurch hervorgerufen, daß Unterschiede in der Anordnung der Eisubstanzen nicht nur in einer Richtung wie bei der besprochenen polaren Differenzierung, sondern nach allen drei Dimensionen des Raumes bestehen. Infolgedessen lassen sich drei Richtungslinien oder Achsen nach den drei Dimensionen des Raumes durch die Eikugel hindurchlegen und spezieller charakterisieren; desgleichen können bestimmte Symmetrieebenen ermittelt werden, in denen es allein möglich ist, den kugligen Körper symmetrisch zu halbieren. Drei Anordnungsweisen sind bisher bekannt geworden, die man als bilateral-symmetrischen, als radiären und als spiralen Organisationstypus bezeichnen kann.

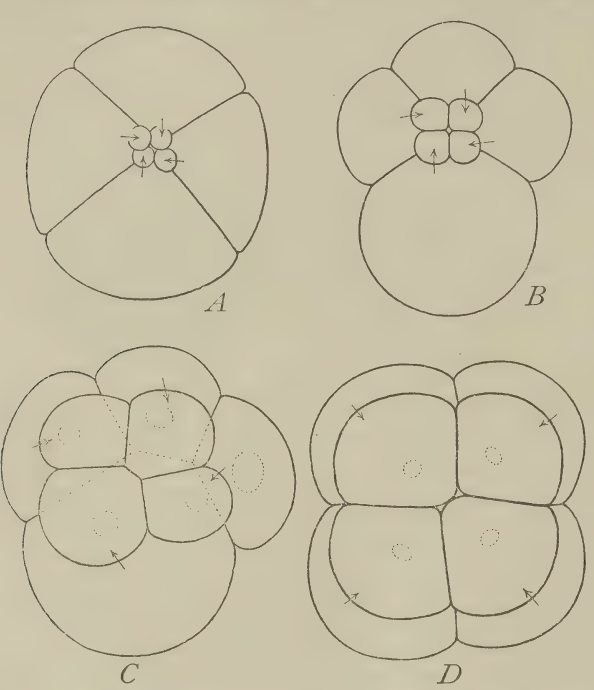


Fig. 22 *A—D*. Das Achtzellenstadium von den Eiern vier verschiedener Tiere, welche Abstufungen in der Größe der durch inaequale Teilung entstandenen Tochterzellen zeigen. Nach WILSON. *A* Ei von Clepsine. Nach WHITMAN. *B* Ei des Chaetopoden Rhynchelmis. Nach VEJDOVSKY. *C* Ei des Lamellibranchiers Unio. Nach LILLIE. *D* Ei von Amphioxus. Alle vier Objekte vom animalen Pol aus gesehen.

Bilateral-symmetrische Struktur.

Eine bilateral symmetrische Organisation ist bisher an den Eiern von einzelnen Tieren aufgefunden worden, deren Körper wie bei den Vertebraten eine bilaterale Symmetrie aufweist. Die am meisten studierten Objekte sind die Eier von Rana fusca und viridis, sowie von Clavellina. Bei Rana

viridis stellt sich das im Wasser schwebende Ei so ein, daß der pigmentfreie gelbe Dotter bei Betrachtung von oben an einer Stelle des Randes als Halbmond zu sehen ist. Nur eine diesen Halbmond unter rechtem Winkel und lotrecht schneidende Ebene zerlegt das Ei in zwei symmetrische Hälften und kann daher als die Median- oder Symmetrieebene der Eikugel bezeichnet werden. Da zu ihren beiden Seiten die Substanzen von ungleicher Schwere und von verschiedenem physiologischem Wert, Deutoplasma und Protoplasma, symmetrisch verteilt sind, muß sie sich stets der Schwere nach senkrecht einstellen, so daß ihr auch die Bedeutung einer Gleichgewichtsebene zukommt. Weniger deutlich tritt bei dem stärker pigmentierten Ei von Rana fusca die bilateral-symmetrische Organisation nach der Befruchtung hervor; doch läßt sie sich auch hier daran erkennen (Fig. 23), daß sich die pigmentierte obere und die pigmentfreie, etwas gelblich oder grau aussehende untere Hälfte der Kugel so gegeneinander abgrenzen, daß an der späteren, hinteren Seite das helle Dotterfeld bis über den Äquator höher hinaufreicht, während vorn umgekehrt die Oberfläche noch eine Strecke unter dem Äquator schwarz pigmentiert ist. Von vorn gesehen zeigt daher das Ei ein viel kleineres Dotterfeld (Fig. 23 *A*) als bei Betrachtung von hinten (Fig. 23 *B*). In der Mehrzahl der Eier stellt sich die erste Spindel mit ihrer Längsachse in horizontaler Richtung und rechtwinklig zur Symmetrieebene ein, so daß die Teilebene mit der Symmetrieebene zusammenfällt und das Ei in eine linke und rechte symmetrische Hälfte zerlegt, die den späteren Körperhälften entsprechen. Ebenso fällt beim Ei von Clavellina, einer Ascidie, die erste Teilebene mit der Medianebene zusammen und es bildet sich hier im Verlauf der ersten Teilstadien ein besonders schönes, bilateral-symmetrisches Zellenmosaik aus, von welchem uns Figur 24 eine Anschauung gibt. Auf dem Stadium von 16 Zellen stellt die Linie *ap* die Symmetrieebene der Eier dar, mit welcher sowohl die erste Teilebene als auch die spätere Medianebene des Embryos zusammenfällt. Gleichzeitig läßt sich schon nach der verschiedenen Größe der Zellen das spätere Kopfende (*a*) und das Schwanzende (*p*) deutlich erkennen.

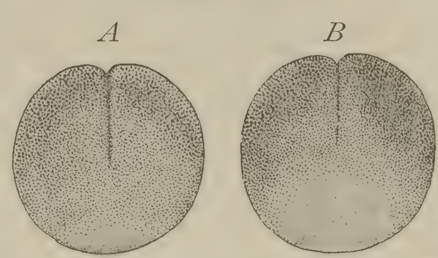


Fig. 23 *A* und *B*. Ei von Rana fusca im Beginn der Zweiteilung, *A* von vorn, *B* von hinten gesehen, um zu zeigen, daß das lichtere Feld auf der hinteren Seite des Eies mehr Raum einnimmt als auf der vorderen und daß infolgedessen das befruchtete Ei eine Symmetrieebene besitzt, welche gewöhnlich mit der ersten Teilebene zusammenfällt. Nach O. Schultze.

Der Radiärtypus ist weniger deutlich ausgeprägt und bis jetzt auch weniger genau untersucht. Er findet sich häufig bei Eiern, die Vertretern des Coelenteratenstammes angehören. Da seine Beschreibung uns auf zu viele Einzelheiten führen würde, unterlassen wir es, näher auf ihn einzugehen. Dagegen verlangen die eigentümlichen Verhältnisse, die der spiralige Typus darbietet, noch eine kurze Besprechung. Der spiralige Typus ist bei den Eiern mancher Würmer und Mollusken beobachtet worden. Bei den Mollusken, deren Verhalten uns hier allein noch einen Augenblick beschäftigen soll, sind die

Radiäre Struktur.

Spiralige Struktur.

verschiedenen Substanzen im Ei so angeordnet, daß zur Zeit, wo sich der Keimkern in die Spindel umwandelt, diese eine schräge Stellung im Verhältnis zur Eiachse einnimmt (Fig. 25, *A*). Wenn es dann zur Teilung kommt, bildet sich die erste Ebene ebenfalls schräg zur Eiachse aus, da sie ja die Mitte der Spindel unter rechtem Winkel schneiden muß. Auch in der Folge wiederholt sich diese schräge Stelle der weiterhin entstehenden Teilebenen, doch so, daß sie dabei in ihrer Richtung alternieren. Dementsprechend nehmen auch die Spindeln in den Embryonalzellen eine schräge und zugleich in ihrer Aufeinanderfolge alternierende Richtung ein. Das Verhalten gewinnt an Interesse noch dadurch, daß bei verschiedenen Spezies die schräg gestellte Spindel in entgegengesetzter Richtung zur Eiachse orientiert ist, wie sich aus dem in Fig. 25, *A* u. *B* gegebenen Schema leicht ersehen läßt. Man unterscheidet daher bei den Molluskeneiern eine dexiotrope und eine läotrope, oder eine rechts- und linkswendige Stellung der Spindeln und ebenso der daraus hervorgehenden Teilebenen, so daß dann auch die ganze Anordnung der Embryonalzellen zueinander hier dexiotrop, dort läotrop ausfällt. — Wie bei den bilateral-symmetrischen Tieren, so spiegelt sich gewissermaßen auch bei den Mollusken die spätere Form des Körpers und die Anordnung einzelner Organe schon in der besonderen Plasmastruktur der Eier wieder, in der spiralen Lage der Spindeln, der Teilungsebenen und Anordnung der Embryonalzellen. Während die meisten Schnecken rechtsgewundene Schalen besitzen, deren Höhle von dem gleichgewundenen Eingeweidesack ausgefüllt wird, sind bei einzelnen Arten der Gastropoden, bei Physa, Planorbis, Ancylus die Schalen mit ihrem Inhalt linksgewunden; im Vergleich zu jenen zeigen diese infolgedessen „einen vollständigen Situs inversus viscerum derart, daß z. B. die Mantelöffnung, der After und die Genitalöffnung links gelegen ist“. Dementsprechend ist auch die Eistruktur im ersten Fall schon dexiotrop, im zweiten Fall dagegen schon läotrop angelegt. Wie man von einem Situs inversus viscerum beim erwachsenen Tiere, so kann man in bezug auf die Anordnung der Embryonalzellen beim Vergleich der dexiotropen mit den läotropen Eiern von „einem vollständigen Situs inversus der Blastomeren“ mit Korschelt und Heider reden. Es sind dies gewiß äußerst prägnante Beispiele für nähere Beziehungen, die schon zwischen der Organisation des Eies in seinen Anfangsstadien zu manchen Formverhältnissen des fertigen Tieres, zur Verteilung und Anordnung seiner Substanz in den drei Richtungen des Raumes, unter Ausbildung besonderer Achsen und besonderer Symmetrieebenen bestehen. Den Grundformen der Tiere entsprechen in diesen Fällen bald mehr bald minder schon gewisse Grundformen ihrer Eier, so daß auch sie in eine allgemeine Promorphologie mit aufgenommen

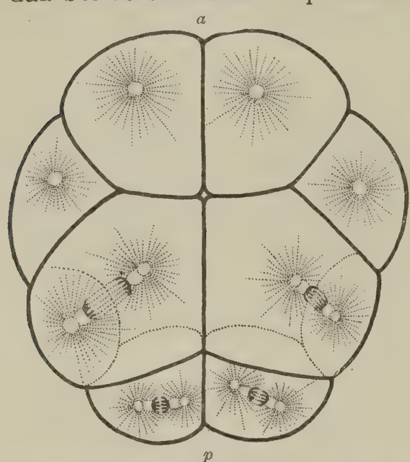


Fig. 24. Bilaterales Stadium von 16 Zellen vom Ei von Clavellina. Nach VAN BENEDEN und JULIN. *a* vorderes, *p* hinteres Ende.

zu werden verdienen. Durch diese und ähnliche Beobachtungen sind einzelne Forscher veranlaßt worden, ,,das Prinzip der organbildenden Keimbezirke'' aufzustellen und den Verlauf des Entwicklungsprozesses von ihm abhängig zu machen. Auch von einer Mosaiktheorie der Entwicklung hat man geredet, indem man frühe Furchungsstadien, in denen bei manchen Tierarten die Zellen sich durch verschiedene Größe unterscheiden und dabei in besonders regelmäßiger Weise symmetrisch angeordnet sind, als Zellenmosaik und als Mosaikfurchung bezeichnet hat. Wir erwähnen diese Theorien schon an dieser Stelle, obwohl wir uns erst später mit ihnen noch näher beschäftigen werden.

Nach diesem Exkurs auf die feinere Eistruktur wenden wir uns wieder der Darstellung des Furchungsprozesses zu, dessen zweiter Haupttypus, die partielle Teilung, jetzt noch zu untersuchen bleibt. Das Wesen derselben besteht, wie schon der Name sagt, darin, daß von den Eiern, die gewöhnlich infolge massenhafter Aufspeicherung von Deutoplasma sehr große Dimensionen erreichen, nur ein kleinerer Abschnitt in Zellen zerlegt wird, während der größere Rest als Nahrungsdotter ungeteilt bleibt. Partielle Teilung findet sich sowohl bei Eiern des telolecithalen als auch des centrolecithalen Typus und zerfällt daher, da sie innerhalb beider Typen in wesentlich verschiedener Weise abläuft, in die beiden Unterarten der partiell discoidalen und der partiell superficialen Furchung.

Fig. 25 *A* und *B*. Lage der Kernspindel in einem nach dem Spiraltypus gebauten Ei. *A* bei dexiotroper, *B* bei läotroper Teilung. *an* animaler, *veg* vegetativer Pol der Eiachse. Nach HEIDER und KORSCHELT.

Discoidale Furchung.

Die discoidale Furchung tritt bei Eiern mit telolecithalem Bau des Dotters auf in allen Fällen, wo sich auf dieser Grundlage eine schärfere Sonderung in einen Nahrungsdotter und in einen Bildungsdotter oder eine Keimscheibe ausgebildet hat (Fig. 13). Das ist der Fall bei einigen Klassen der Wirbeltiere, bei den Fischen, Reptilien und Vögeln und bei einigen wenigen Abteilungen der Wirbellosen, wie bei den Cephalopoden, den Skorpionen und den Pyrosomen. Bei allen ist die Teilung nur auf den Bildungsdotter beschränkt, während der meist erheblich größere Rest des Eies nicht in Zellen zerlegt wird, sondern als solcher bis in späte Stadien der Entwicklung bestehen bleibt, schließlich in den Darmkanal aufgenommen und allmählich zur Ernährung der embryonalen Zellen aufgebraucht wird. Als Beispiel, wie sich die Keimscheibe mit dem in ihr eingeschlossenen Keimkern in Zellen zerlegt, mag uns das Hühnerei

dienen. Noch im Anfang des Eileiters, wo die Befruchtung vor sich geht, bildet sich die erste Kernspindel aus und stellt sich nach den früher besprochenen Teilungsregeln in die Mitte der Scheibe in horizontaler Richtung ein. Durch die erste Teilungsebene, die in senkrechter Richtung orientiert ist, und nur bis zur Grenze des Nahrungsdotters durchschneidet, werden zwei Segmente abgetrennt, die nach unten noch mit dem Nahrungsdotter und dadurch auch untereinander zusammenhängen. Die zweite Teilung erfolgt ebenso in vertikaler Richtung und schneidet rechtwinklig die zuerst entstandene Furche, so daß die Scheibe in ihrer Mitte in vier Segmente zerlegt wird (Fig. 26). Während nun aber im dritten Teilungszyklus beim Froschei die Teilung in horizontaler Richtung erfolgt, tritt sie hier noch einmal in vertikaler Richtung ein, so daß um den animalen Pol acht Segmente herumgruppiert sind, die an ihm mit spitzen Enden zusammenstoßen, dagegen mit ihren breiten Enden nach der Peripherie gewandt sind und in eine noch nicht zerlegte Randzone der Keimscheibe übergehen. Erst vom vierten Teilungszyklus an erscheinen latitudinale Furchen, d. h. solche, die dem Äquator der Eikugel parallel gerichtet sind; sie zerlegen die acht Segmente in acht kleinere zentrale und in acht größere periphere Teilstücke. Indem von nun an meridionale und latitudinale Furchen gewöhnlich alternierend auftreten, zerfällt die Keimscheibe (Fig. 27 u. 28) in immer zahlreichere Stücke, welche so angeordnet sind, daß die kleineren in der Umgebung des animalen Poles der Mitte der Scheibe, die größeren an ihrer Peripherie liegen. Die am meisten peripheren werden noch besonders als die Randsegmente unterschieden. Bis zum fünften Teilungszyklus besteht die Keimscheibe aus einer einfachen Lage von Segmenten, die an ihrer Basis noch mit dem gemeinsamen Nahrungsdotter zusammenhängen. Erst von hier an wird sie durch einen Prozeß, der in der Mitte beginnt und allmählich nach dem Rand zu fortschreitet, auch ihrer Dicke nach in zwei, drei und mehr Lagen von Zellen zerlegt. Es geschieht dies dadurch, daß in den kleineren Segmenten der Mitte die Kernspindeln sich in vertikaler Richtung einstellen, daß daher tangential zur Oberfläche des Eies Teilebenen entstehen und die zentralen Segmente in oberflächliche und tiefere Hälften zerlegen. Erstere werden hierdurch vollständig als Embryonalzellen isoliert, letztere hängen dagegen nach unten noch mit dem Nahrungsdotter zusammen. Das Schema der Fig. 29 wird dazu dienen, den Vorgang noch mehr, als es die bloße Beschreibung vermag, dem Verständnis näher zu bringen.

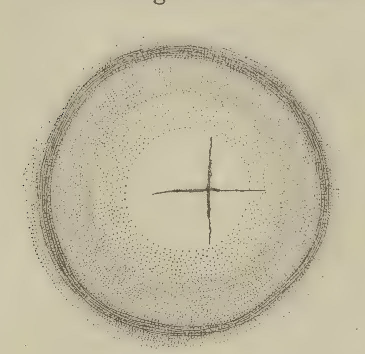


Fig. 26. Keimscheibe eines Hühnereies, in vier Segmente geteilt. Nach KÖLLIKER.

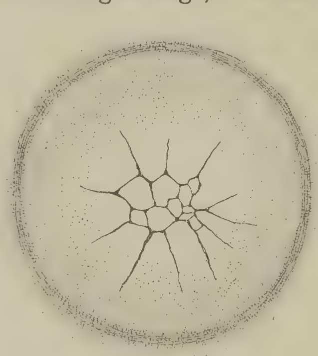


Fig. 27. Keimscheibe eines Hühnereies mit elf Randsegmenten. Nach KÖLLIKER.

Wenn nach längerer Dauer des Furchungsprozesses die Keimscheibe in ihrer ganzen Ausdehnung in sehr viele kleine Embryonalzellen geteilt ist, so werden schließlich einzelne Kerne auch in die oberflächlichste Schicht des Nahrungsdotters unmittelbar unter der zelligen Keimscheibe mit aufgenommen. Es muß dies immer dann eintreten, wenn aus den am tiefsten gelegenen Kernen vertikal gestellte Spindeln entstehen, die mit ihrem einen Ende in den Nahrungsdotter eintauchen und in diesem nach ihrer Halbierung durch eine tangentiale Teilebene zur Hälfte zurückbleiben und einen bläschenförmigen Ruhekern liefern. Die so an der Grenze im Nahrungsdotter eingeschlossenen Kerne sind unter dem Namen der Dotterkerne bekannt. Da um sie keine Abgrenzung von Zellen zustande kommt, bilden sie

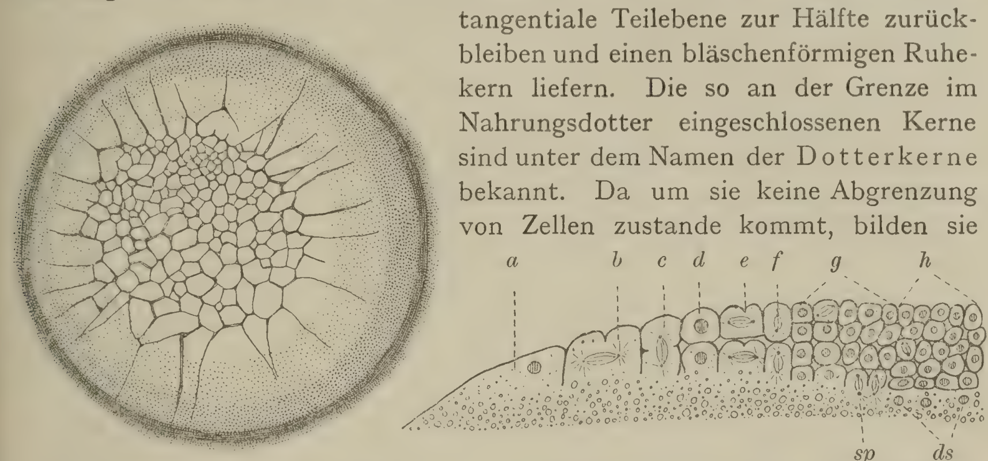


Fig. 28. Keimscheibe eines Hühnereies mit vielen Randsegmenten. Nach KÖLLIKER.

Fig. 29. Schema von der Zerlegung der Keimscheibe eines meroblastischen Eies in Zellen. Durchschnittsbild. Nach HERTWIG. *ds* Dottersyncytium; *sp* in radialer Richtung eingestellte Spindel.

gemeinsam eine unter der Keimscheibe gelegene, dünne Schicht, das Dottersyncytium, welches eine Art Übergang zwischen dem in Zellen zerlegten und dem ungeteilten größeren Abschnitt des Eies vermittelt.

Die partiell-superfizielle Furchung ist bei Arthropoden, sowohl bei Crustaceen wie bei Insekten, weit verbreitet, während sie im Stamm der Wirbeltiere niemals beobachtet wird. Sie setzt einen centrolecithalen Bau des Eies voraus (Fig. 14). Nach der Befruchtung liegt der Keimkern in der Mitte des Nahrungsdotters, eingeschlossen in einer Hülle von Protoplasma, und beginnt sich in dieser zu teilen. An die Kernteilung schließt sich aber, ebenso wie bei ihren Wiederholungen, keine Teilung des ganzen Eies an. Die Kerne allein vermehren sich von 2 auf 4, 8, 16, 32, 64 und so fort; sie rücken hierbei auseinander und verteilen sich im Nahrungsdotter, der unzerlegt bleibt, nach allen Richtungen. Obwohl so der Entwicklungsprozeß schon längere Zeit seinen Anfang genommen hat, sieht gleichwohl das ganze Ei bei Betrachtung seiner Oberfläche unverändert und ähnlich dem unbefruchteten aus. Das Bild ändert sich erst später, wenn schon Hunderte von Kernen entstanden sind, und dann oft in sehr kurzer Zeit dadurch, daß die im Innern des Nahrungsdotters zerstreuten Kerne mit ihren Hüllen von Protoplasma nach der Oberfläche hinwandern, in die protoplasmatische Rindenschicht eindringen und sich in ihr gleichmäßig verteilen. Allein die Rinde des Eies wird dann schließlich in so viele Zellen zerlegt, als Kerne in ihr eingeschlossen sind, und dadurch in die

Superfizielle Furchung.

Keimhaut oder das Blastoderm umgewandelt; der zentrale Nahrungsdotter dagegen, auch wenn er noch einige zurückgebliebene Kerne einschließt, bleibt meistens ungeteilt und füllt die Höhle der Keimhaut aus, von welcher er allmählich bei der Bildung des embryonalen Körpers aufgebraucht wird.

Prinzip der organbildenden Keimbezirke.

Auf das genaueste Studium des Furchungsprozesses ist seit Jahrzehnten eine große Arbeit verwandt worden. Mit großer Beobachtungsgabe und bewundernswerter Geduld haben manche Forscher an besonders geeigneten Objekten die Richtung der aufeinanderfolgenden Teilungsebenen, die Größe und Form der sich vermehrenden Zellen, ihre Abstammung voneinander, gewissermaßen einen wirklichen Stammbaum der vielen aus dem befruchteten Ei hervorgegangenen Zellgenerationen festzustellen versucht. Besonders haben Eier mit einem ausgesprochenen „Zellenmosaik" (Nematoden und einige andere Würmer, Mollusken, Tunikaten usw.) zu solchen Studien einen Anreiz geboten. Man wünschte auf diesem Weg einen Beweis für das Prinzip der organbildenden Keimbezirke (10) zu gewinnen, also zu zeigen, daß einzelne Zellen des noch wenig geteilten Eies die Substanzanlagen für bestimmte später hervorgehende Organe sind. Man wollte, wie His sich ausdrückt, „auf dem Wege rückläufiger Verfolgung dahin kommen, auch in der Periode unvollkommener oder mangelnder morphologischer Gliederung des Eies den Ort jeder Anlage räumlich zu bestimmen". Als Substanzanlage bezeichnete man dabei denjenigen Bezirk des Eies, der schließlich das Material zur Bildung eines Organs hergibt. In dem Prinzip der organbildenden Keimbezirke liegt in mancher Beziehung ein Wiederaufleben der alten Präformationstheorie in einer den Fortschritten moderner Forschung mehr angepaßten Form vor.

Nun wird man ja zugeben müssen, daß die Substanz bereits differenzierter Organe, wenn wir die normale Entwicklung Schritt für Schritt zurückverfolgen, schließlich aus bestimmten Bezirken des erst in wenige Zellen gegliederten, eventuell auch des noch ungeteilten Eies abstammen muß. Das verlangt wohl schon die Kontinuität des Geschehens. Doch ist bei solchen Erwägungen zweierlei nicht aus dem Auge zu verlieren. Einmal sind die meisten Organe aus mehreren genetisch verschiedenen Geweben aufgebaut, wie Epithelzellen, Bindegewebe, Blutgefäßen, Nerven usw., die, an verschiedenen Orten entstanden, sich erst durch komplizierte Wachstumsprozesse zu einem funktionellen Ganzen verbunden haben; daher sind sie auch nicht von einer bestimmten Embryonalzelle oder gar einem einzelnen Substanzbezirk ableitbar. Zweitens aber, und das ist noch wichtiger, läßt sich auf dem eingeschlagenen Weg der Beobachtung und Beschreibung nicht feststellen, ob die Zelle, welche beim gewöhnlichen Geschehen in ein späteres Organ aufgeht, von vornherein nur dieses zu bilden die Fähigkeit hat oder wie sich Driesch ausdrückt, eine festbestimmte prospektive Potenz besitzt. Nur wenn dies der Fall ist, wäre man berechtigt, eine Embryonalzelle, deswegen weil aus ihr ein späteres Organ entsteht, zugleich auch als eine schon vorher bestimmte, feste Anlage zu bezeichnen. Nur dann würde das Prinzip der organbildenden Keimbezirke, welches von vornherein nur eine deskriptive Bedeutung beanspruchen

kann, solange es auf rückläufiger Verfolgung des Entwicklungsprozesses beruht, von kausalanalytischem Wert sein. In diesem Fall würde aber auch die Entwicklung sich gewissermaßen in einem fest ausgefahrenen Gleis bewegen, somit zu einem zwangsläufigen Prozeß werden.

Zur Klärung dieser wichtigen Frage, aus deren Verfolgung interessante wissenschaftliche Streitigkeiten hervorgegangen sind, hat sich das biologische Experiment als Hilfsmittel wissenschaftlicher Erkenntnis in erfolgreicher Weise verwenden lassen. Seit mehreren Jahrzehnten haben sich die Anfangsstadien der Entwicklung, namentlich der Furchungsprozeß, als ein sehr dankbares Gebiet für den experimentierenden Forscher, geeignet für eine fruchtbare Verbindung von Beobachtung und Experiment erwiesen. So wollen wir uns denn jetzt auch mit dem auf diesem Wege gewonnenen Schatz entwicklungsgeschichtlicher Kenntnisse bekannt machen.

Experimentelle Abänderung der Eiteilung.

Wenn wir beim Studium der verschiedensten Vertreter des Tierreichs die Teilung des Eies auf den vorausgehenden Seiten als einen Prozeß von wunderbarer Regelmäßigkeit kennen gelernt haben, so ist doch nichts leichter als sie durch äußere Eingriffe so zu beeinflussen, daß dadurch ein absolut anderes Zellenmosaik entsteht. Gleichwohl werden auf diesen stark abgeänderten Wegen auch ganz normale Entwicklungsprodukte zum Schluß geliefert. Eines der einfachsten und zugleich am meisten angewandten, experimentellen Verfahren besteht darin, die Form der Eier bald nach der Befruchtung durch Druck abzuändern. Man bringt zu dem Zweck die Objekte in einem Tropfen Wasser zwischen zwei parallel gestellte Objektträger und nähert dieselben in vorsichtiger Weise einander so weit, bis das kugelige Ei je nach dem Grade der Pressung in eine dickere oder dünnere Scheibe umgewandelt worden ist. Zur Ausführung derartiger Experimente hat man auch besondere Kompressorien konstruiert. Wenn man sich nun hierbei der Regeln erinnert, welche früher über die Stellung der Spindel und über ihre Abhängigkeit von der Form des einhüllenden Protoplasmamantels, ferner von der Lage der Teilebenen zur Stellung der Spindel schon auseinander gesetzt worden sind, so wird man leicht verstehen, wie die unter Druck und Zug entstehenden Zellenmosaike ein ganz anderes Aussehen als im normalen Ei gewinnen müssen.

Die Eier von Seeigel und Frosch sind auch hierfür die am meisten benutzten Objekte gewesen. Wenn das befruchtete Seeigelei zu einer dicken Platte komprimiert worden ist, so muß sich die erste Kernspindel nach dem früher Gesagten parallel zu den komprimierenden Platten einstellen; die erste Zellteilung muß schon senkrecht zur Druckfläche zu liegen kommen, ebenso die zweite, welche die erste unter rechtem Winkel schneidet. Wenn hierauf der längste Durchmesser dieser vier Zellen bei entsprechend starker Pressung noch parallel zu den komprimierenden Platten liegt (Fig. 30, *A*), so müssen ihre vier Spindeln abermals eine horizontale Lage einnehmen, so daß wieder vertikale Teilebenen entstehen und acht in einer Ebene nebeneinander angeordnete Zellen liefern, während bei normaler Entwicklung die vier Quadranten bei vertikaler Stellung der Spindel und horizontaler Ausbildung der Teilebenen in

zwei übereinander gelegene Kreise von je vier Zellen zerlegt werden. Bei weiter fortgesetzter Kompression kann man auch die acht nebeneinander gelegenen Stücke der einfachen Scheibe (Fig. 30, *B*) zwingen, sich durch vertikale Teilebenen in 16, und diese wieder sich ebenso in 32 Zellen (Fig. 30, *C*) zu teilen, die alle in einer Ebene nebeneinander liegen und eine ganz dünne einfache Scheibe liefern. Teilungsebenen in horizontaler Richtung können erst von dem Moment an auftreten, wo Zellen entstanden sind, deren längster Durchmesser dem Zwischenraum der komprimierenden Platten entspricht. In Fig. 30 *D*, einem Stadium von 64 Zellen, die sich abermals zur Teilung anschicken, ist dies bei einigen Zellen eingetreten, welche mit einem Kreuz bezeichnet sind. Sie sind kleiner als die Nachbarzellen und enthalten Spindeln, die senkrecht gestellt sind, während die übrigen wieder horizontal liegen. Von dem Moment an, wo der Druck auf das Ei aufgehoben wird, beginnt daher die vorher einfache Zellenplatte sich in zwei Lagen zu trennen. So geht schließlich auch auf diesem Wege trotz aller erheblichen Abweichungen aus der Platte eine Blase hervor, wenn durch Abscheidung von Flüssigkeit sich die zwei Lagen weiter voneinander entfernen, bis sie eine Kugeloberfläche umgrenzen.

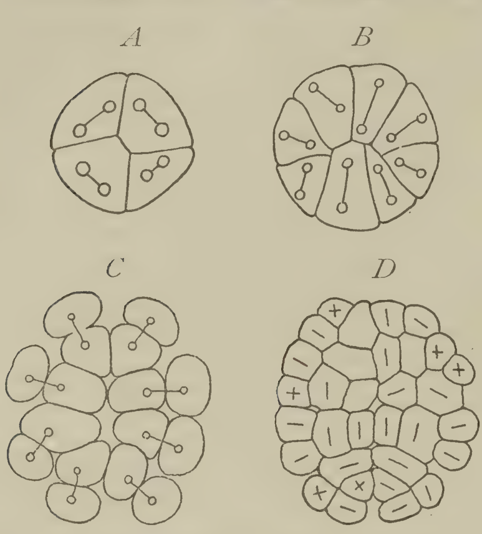


Fig. 30 *A—D*. Eier von Echinus unter Pressung. *A*, *B* nach Driesch, *C*, *D* nach Ziegler. *A* Teilung auf dem vierzelligen, *B* auf dem achtzelligen Stadium. *C* Stadium von 32 Zellen, die durch vertikale Teilebenen aus 16 Zellen entstanden und in einer Ebene nebeneinander gelegen sind. *D* Vorbereitung zur Teilung in 64 Zellen. In den meisten Zellen geschieht die Teilung noch durch vertikale Ebenen, was durch horizontale Striche (Richtung der Spindelachse) angegeben ist. In den mit einem Kreuz (†) bezeichneten Zellen steht die Spindelachse vertikal oder schräg, so daß die Teilebene in mehr oder minder horizontaler Richtung erfolgt.

Die Druckversuche am Ei des Frosches lassen eine noch größere Zahl von Variationen als beim Seeigelei zu, weil es polar differenziert ist. Infolgedessen fällt die Wirkung des Druckes verschieden aus, je nachdem der Eiinhalt in der Richtung der vertikalen Achse (Fig. 31, *A*) oder einer horizontalen Querachse (Fig. 31, *B*), im ersten Fall also zwischen zwei horizontalen, im zweiten Fall zwischen zwei vertikalen Glasplatten zur Scheibe abgeplattet wird. Wenn auch bei gleich starker Pressung in dorsoventraler oder lateraler Richtung die Froscheier in gleich dicke Platten umgewandelt werden, so muß in beiden ein ganz verschiedenartiges Furchungsmosaik entstehen, da in ihnen Protoplasma und Deutoplasma ganz andere Lagen zueinander einnehmen. Bei dorsoventraler Pressung findet sich das leichtere Protoplasma an der pigmentierten oberen Fläche, bei lateraler Pressung am pigmentierten oberen Rand der Scheibe vor (vgl. Fig. 31, *A* und Fig. 31, *B*). Hierdurch werden wieder die Lage des Keimkerns, die Stellung der Spindel und die Richtung der Teilebene für beide Fälle in verschiedener Weise bestimmt. Die Abänderungen

in den beiden Furchungsbildern finden ihren prägnantesten Ausdruck in dem ungleichzeitigen Auftreten der ersten äquatorialen Furche. Während diese unter normalen Verhältnissen im dritten Teilungszyklus auftritt (Fig. 20, 8), bildet sie sich bei der dorsoventralen Kompression erst im vierten Zyklus, bei der lateralen aber schon im zweiten Zyklus aus. Dort erfolgt sie verspätet, so daß die Verhältnisse denen bei der partiellen Furchung einer Keimscheibe gleichen (Fig. 32, *A*); hier ist sie verfrüht, da sie sich gleich an die erste vertikale Teilung anschließt (Fig. 32, *B*). Während normalerweise auf dem Achtzellenstadium vier Zellen um den animalen, vier um den vegetativen Pol in zwei Kreisen übereinander angeordnet sind, liegen sie bei der dorsoventralen Kompression nur in einer Ebene nebeneinander (Fig. 32, *A*), dagegen bei der

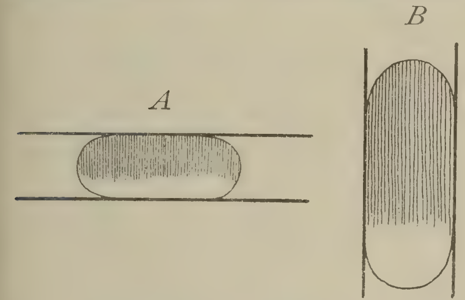


Fig. 31 *A* und *B*. Zwei Schemata gepreßter Froscheier. Nach Morgan aus Korschelt und Heider. *A* Seitenansicht des zwischen horizontalen Platten gepreßten Eies. Die dunklere animale Eihälfte ist durch Schraffierung angedeutet. *B* Seitenansicht des zwischen vertikalen Platten gepreßten Eies.

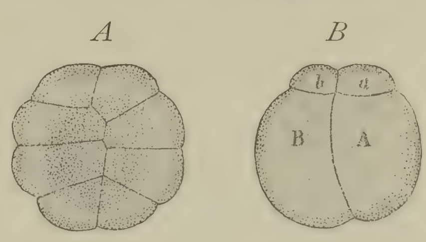


Fig. 32 *A* und *B*. *A* Ei von Rana temporaria zwischen horizontal gestellten Glasplatten wie in Fig. 31 *A* gepreßt, vom animalen Pol aus gesehen. Teilung in acht nebeneinander gelegene Zellen. *B* Ei von Rana temporaria zwischen senkrecht gestellten Platten wie in Fig. 31 *B* gepreßt, in seitlicher Ansicht. Teilung in vier inaequale Zellen, von denen die beiden animalen über den vegetativen liegen. Nach Hertwig.

lateralen Kompression in zwei Reihen, anstatt in zwei Kreisen übereinander (Fig. 32, *B*). Dementsprechend nehmen dann natürlich auch alle nachfolgenden Teilungen einen abweichenden Verlauf. Unter Berücksichtigung der früher von mir aufgestellten Teilungsregeln werden sich alle diese Abweichungen leicht verstehen lassen, wenn man sich die durch Pressung hervorgerufene, abgeänderte Form des Eies und die ihr entsprechende andersartige Verteilung von Protoplasma und Deutoplasma klar gemacht hat. Es läßt sich wohl kaum ein besserer experimenteller Beweis für die Richtigkeit der Teilungsregeln als der vorliegende erwarten.

Obwohl die ersten Stadien des Furchungsprozesses sich noch auf verschiedenen anderen Wegen für die experimentelle Forschung und zur Beantwortung wichtiger allgemeiner Probleme nutzbar machen lassen, so empfiehlt es sich doch aus didaktischen Gründen, erst später hierauf einzugehen, nachdem wir zuvor den Verlauf der normalen Entwicklung weiter verfolgt haben.

Die an die Morula (Fig. 33, *A*) sich anschließenden Stadien, welche noch bei Wirbellosen und Wirbeltieren vielfache Übereinstimmungen zeigen und daher in das Bereich unseres einleitenden allgemeinen Kapitels fallen, sind die Blastula und die Gastrula. Beginnen wir mit den Wirbeltieren, die ja wegen der Zugehörigkeit des Menschen zu ihnen für den Laien ein größeres Interesse besitzen.

Keimblase. In eine Keimblase (Blastula) wandelt sich die Maulbeerkugel, bei deren Betrachtung wir zuletzt stehen geblieben waren, dadurch um, daß die Flüssigkeit, welche sich im Verlauf der Furchung schon anzusammeln begonnen hatte, an Masse erheblich zunimmt und die Embryonalzellen, deren Zahl sich durch Teilung fortwährend auf Hunderte, schließlich auf Tausende vermehrt hat, nach außen auseinander drängt (Fig. 33, *B*). Die kleiner gewordenen Zellen ordnen sich dabei zur Begrenzung der Oberfläche zu einem Epithel fester aneinander und bilden die Wand einer Blase, deren Höhle als Blastocoel bezeichnet wird.

In ihrem Bau bieten uns die Keimblasen in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere wieder charakteristische Modifikationen dar, welche mit den schon besprochenen Verschiedenheiten im Bau des befruchteten Eies und in dem Ablauf des Furchungsprozesses in ursächlichem Zusammenhang stehen. Die einfachste und ursprünglichste Form findet sich beim Amphioxus lanceolatus (Fig. 33, *B*). Die dünne Wand der Blase besteht hier aus einer einfachen Lage von Zylinderzellen, die nur in der Umgebung des vegetativen Poles etwas mehr Deutoplasma enthalten und daher größer sind. Auch bei den Säugetieren bildet sich aus der kleinen Maulbeerkugel, während sie durch die Flimmerung des Eileiters allmählich in die Höhle der Gebärmutter getrieben wird und sich dort in einer Grube der Schleimhaut wie in einem Nest festsetzt, eine dünnwandige Blase, die bald die ursprüngliche Eizelle um das 100fache und mehr an Umfang übertrifft (Fig. 34). Aus diesem Verhalten ist auch ein Irrtum von Regnier de Graaff und anderen älteren Anatomen zu erklären und zu entschuldigen, der Irrtum nämlich, daß sie die großen Graaffschen Bläschen des Eierstocks, in welchen die vielmals kleineren Eier der Säugetiere erst eingebettet sind, für diese selbst hielten. Sie kamen auf diese Verwechslung, weil sie bei der Öffnung der Gebärmutter von Säugetieren, z. B. vom Kaninchen am Beginn der Trächtigkeit, in ihr Blasen vorfanden, die etwa ebenso groß wie die im Eierstock beobachteten waren und daher für identisch mit ihnen gehalten wurden. Erst dem berühmten Embryologen Carl Ernst v. Baer (11) gelang es im Jahr 1827 diesen Irrtum aufzuklären und bei der Untersuchung des Eierstocks einer Hündin aus dem Graaffschen Bläschen das in ihm eingeschlossene, vielmals kleinere, wahre Ei zu isolieren und mit Lupenvergrößerung anderen Forschern zu demonstrieren.

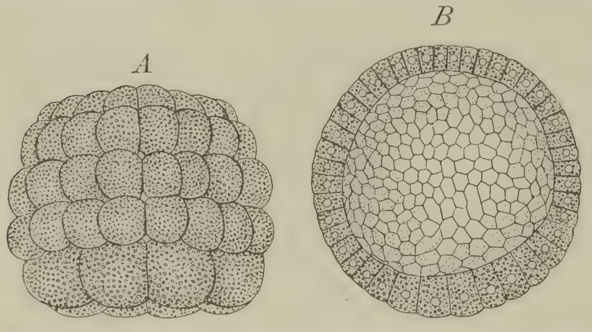


Fig. 33 *A* und *B*. Zwei embryonale Anfangsstadien von Amphioxus lanceolatus. Nach Hatschek. *A* Maulbeerkugel oder Morula. *B* Medianschnitt durch die Keimblase oder Blastula.

Was das weitere Schicksal der Keimblase bei den Säugetieren betrifft, so wird sie infolge der ganz außerordentlich reichen Ansammlung von Flüssigkeit schließlich so stark ausgedehnt, daß sich die Zellen in ihrer Wand zu ganz

dünnen, in einer einfachen Lage angeordneten Schüppchen abgeflacht haben, die der gleichfalls stark ausgedehnten und verdünnten Zona pellucida dicht anliegen. Außerdem unterscheidet sich die „Vesicula blastodermica“ der Säugetiere auch noch in einem zweiten wichtigeren Punkt von derjenigen des Amphioxus. In einem kleinen Bezirk nämlich liegen noch größere, kuglige und locker verbundene Embryonalzellen der dünnen Membran als eine platte Scheibe oder als ein niedriger Hügel von innen an und bilden den sogenannten Furchungskugelrest (Fig. 34). Der Bezirk ist sehr wichtig. Denn nur in seinem Bereich finden alle späteren Entwicklungsprozesse statt, die zu der Bildung des embryonalen Körpers führen. Bei vielen Säugetieren, wie z. B. bei den Wiederkäuern wächst die Keimblase frühzeitig zu einem sehr langen, dünnen

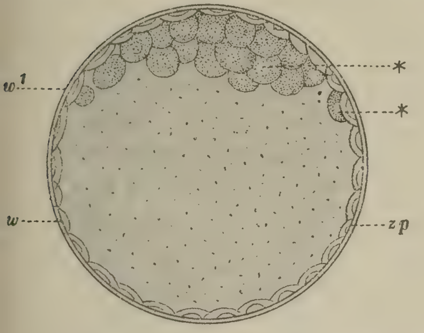


Fig. 34. Ältere Keimblase eines Kaninchens. Nach E. van Beneden. *sp* Zona pellucida. *w* dünne, aus einer Lage platter Zellen bestehende Wand der Keimblase. * Haufen runder Embryonalzellen, welcher der Blasenwand als Scheibe anliegt.

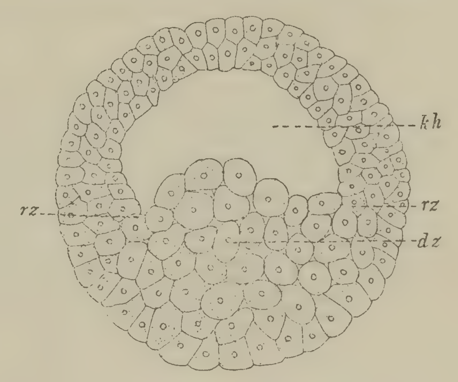


Fig. 35. Keimblase von Triton taeniatus. Nach Hertwig. *kh* Keimblasenhöhle, *dz* dotterreiche Zellen, *rz* Randzone.

Schlauch aus, dessen Mitte die verdickte Stelle enthält, aus der sich allein der Embryo anlegt.

Bei den Eiern der Amphibien mit inäqualer Furchung wird auch ihre Keimblase eine inäquale (Fig. 35) und zeigt sich aus einer dünn- und einer dickwandigen Hälfte zusammengesetzt. Letztere entsteht aus den großen, schon beim Furchungsprozeß besprochenen, vegetativen Zellen, die nach innen einen weit in das Blastocoel vorspringenden Hügel bedingen. Wegen ihrer größeren Schwere ist sie im Wasser stets nach abwärts gekehrt und kann daher auch als der Boden der Keimblase bezeichnet werden, während die schwarzpigmentierte, kleinzellige, animale Hälfte die dazu gehörige „Decke“ liefert. Infolgedessen liegt jetzt die zwischen Boden und Decke eingeschlossene und durch den vorspringenden Dotterhügel verengte Keimblasenhöhle exzentrisch.

Am stärksten modifiziert sind die Keimblasen von den Eiern mit partieller, discoidaler Furchung (Fische, Reptilien, Vögel; Fig. 36); man würde hier von einem Stadium der Keimblase überhaupt nicht reden, wenn man nicht durch den Vergleich mit den entsprechenden Verhältnissen der übrigen Wirbeltiere hierzu veranlaßt würde. Infolge des kolossalen Dottergehalts der Eier ist die Keimblasenhöhle fast bis zum Verschwinden eingeengt und nur noch

als ein schmaler, mit eiweißhaltiger Flüssigkeit erfüllter, kleiner Spalt erhalten. Man könnte auch sagen, daß sie zum größeren Teil durch den nicht in Zellen zerlegten Nahrungsdotter ausgefüllt wird. Die in Zellen zerlegte Keimscheibe der meroblastischen Eier läßt sich der Decke der Keimblase bei den Amphibien, der ungeteilte Nahrungsdotter hier den vegetativen Zellen dort vergleichen.

Gastrula. Aus der Keimblase entsteht im weiteren Verlauf der Entwicklung die Gastrula oder Darmlarve. Die Umwandlung erfolgt in den einfacheren Fällen dadurch, daß ein Bezirk der Blasenwand in den inneren Hohlraum eingestülpt und so ein neuer, nach außen geöffneter Hohlraum hergestellt wird (Fig. 37, *A* u. *B*). Der Vorgang, der in der embryologischen Terminologie Invagination heißt, vollzieht sich wieder, je nach der Beschaffenheit der Keimblase, in verschieden modifizierter Weise. Während die Verhältnisse beim Amphioxus am einfachsten liegen, sind sie bei den Amphibien weniger, bei den Fischen schon stärker abgeändert, bei den Vögeln und zumal bei den Säugetieren aber kaum noch als Invagination zu erkennen und mit den Befunden beim Amphioxus kaum noch auf eine Stufe zu stellen.

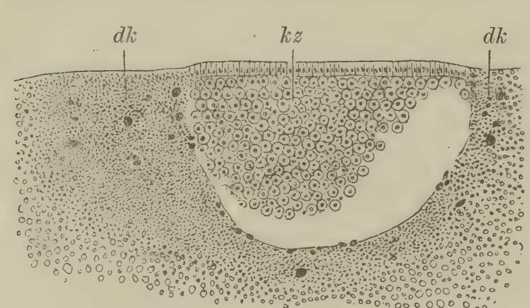


Fig. 36. Medianschnitt durch eine Keimblase von Pristiurus. Nach Rückert. *dk* Dotterkern, *kz* Keimzellen.

Beim Amphioxus aber geht die Gastrulation in folgender Weise vor sich. Der Bezirk der Keimblase, der die wenig größeren, deutoplasmareicheren Zellen besitzt (Fig. 33, *B*), beginnt sich abzuflachen und dann nach innen etwas einzubuchten (Fig. 37, *A*). Die Keimblasenhöhle wird dementsprechend eingeengt. Beim weiteren Fortschreiten der Einstülpung wird schließlich der eingebuchtete Bezirk bis an die Innenfläche des entgegengesetzten Abschnitts der Blasenwand unter vollständigem Schwund der ursprünglichen Höhle herangedrängt (Fig. 37, *B*). Der Keim hat dadurch die Form einer Schüssel, noch später durch weitere Umwandlung die Form eines Bechers angenommen, so daß die Gastrula häufig auch als „Becherlarve" beschrieben wird. Während die Keimblasenhöhle geschwunden ist, hat sich infolge der Einstülpung ein neuer Hohlraum gebildet, der Urdarm; er ist das erste im Dienst der Ernährung stehende Organ des tierischen Körpers, von dem sich auf späteren Stufen der Entwicklung der bleibende Darm nebst vielen anderen Organen herleitet. Die anfangs weite Öffnung der Becherlarve nach außen heißt der Urmund; derselbe hat aber, was gleich hier, um keine falsche Vorstellung aufkommen zu lassen, erwähnt sein mag, mit dem bleibenden Mund nichts zu schaffen; denn dieser wird erst auf weit späterer Stufe am entgegengesetzten Ende, also am Grund des Bechers, als eine neue Durchbruchsöffnung angelegt. Der Urmund aber ist bei den Wirbeltieren nur ein vergängliches Gebilde, er schließt sich später und verschwindet mit Ausnahme eines Restes, der zum After wird. Im Ver-

gleich zum ausgebildeten Tiere entspricht daher auch der Grund des Urdarms dem vorderen, seine Öffnung dem hinteren Ende des Körpers. Auch Rücken- und Bauchfläche lassen sich schon jetzt voneinander unterscheiden, da jene mehr abgeflacht, diese mehr nach unten vorgewölbt ist. An der Gastrula sind daher auch die drei Achsen des Wirbeltierkörpers, Längs-, Quer- und Dorsoventralachse bereits deutlich zu erkennen.

Im Gegensatz zur Keimblase mit ihrer einfachen Wand setzt sich die Wand des Bechers infolge der Einstülpung aus zwei Zellenschichten, den beiden primären Keimblättern zusammen, die nach ihrer Lage als äußeres und als inneres oder mit griechischen Worten als Ektoderm und als Entoderm voneinander unterschieden werden. Beide gehen an den ,,Lippen des Urmundes durch Umschlag" ineinander über. Mit ihrer Entstehung hat sich eine der wichtigsten Sonderungen im Zellmaterial des Keimes, verbunden mit einer durchgreifenden Arbeitsteilung, vollzogen. Denn das äußere Keimblatt dient hinfort zur äußeren Begrenzung des Körpers und liefert später durch weitere Sonderung allein alle Organe, die dem Verkehr mit der Außenwelt dienen: die Epidermis, die Hautdrüsen, das Nervensystem und den für die Funktion wesentlichen Bestandteil der Sinnesorgane. Das innere Keimblatt dagegen besorgt, indem es den Urdarm auskleidet, einmal die Nahrungsaufnahme, läßt aber außerdem noch die Mehrzahl der im Innern des Körpers gelegenen Organe, wie die Eingeweidedrüsen, aber auch die quergestreifte Muskulatur, die Wand der Leibeshöhle, Harn- und Geschlechtsorgane aus sich hervorgehen. Alles, was mit der Entstehung der beiden primären Zellenschichten des Körpers, mit ihrer weiteren Sonderung in vier Schichten und mit der Zurückführung aller Organe und Gewebe auf diese primären Zellenlagen zusammenhängt, bezeichnet man als die Lehre von den Keimblättern, welche eines der wichtigsten und interessantesten Kapitel der Entwicklungslehre darstellt.

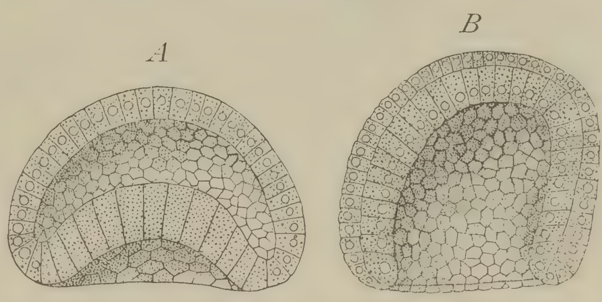


Fig. 37 *A* und *B*. Entwicklung der Becherlarve des Amphioxus aus der Keimblase (Fig. 33 *B*) durch Einstülpung. *A* Beginn der Einstülpung. *B* Fertig entwickelte Becherlarve (Gastrula). Nach HATSCHEK.

Arbeitsteilung und Differenzierung.

Die Entwicklung der beiden primären Keimblätter durch Einstülpung (Invagination) bietet uns zugleich ein sehr lehrreiches, weil sehr einfaches Beispiel für die Entstehungsweise zweier Organe aus einer gemeinsamen, einheitlichen Anlage. Durch die Einstülpung werden ja die gleichartigen Zellen der Kugeloberfläche in verschiedene Beziehungen zur Außenwelt gebracht; sie müssen demgemäß verschiedene Entwicklungsbahnen einschlagen und sich besonderen, den neuen Verhältnissen entsprechenden Aufgaben anpassen. Dadurch werden sie später wie in ihrer Funktion, so auch in ihrem Aussehen allmählich immer mehr verschieden voneinander und zu Bestandteilen ver-

schiedener Organe und Gewebe umgewandelt. Man bezeichnet diese beiden Vorgänge, durch welche ein ursprünglich gleichartiges Zellenmaterial in funktionell und strukturell verschiedene Bestandteile zerlegt wird, als die beiden eng zusammengehörigen Prozesse der physiologischen Arbeitsteilung und der morphologischen und histologischen Sonderung oder Differenzierung.

Gastrula der Amphibien.

Schon größere Schwierigkeiten als beim Amphioxus, wo die Verhältnisse so einfach liegen, bereitet der Verlauf der Gastrulation bei den Wirbeltieren, deren Eier sich inäqual furchen, wie bei den Amphibien. Denn bei ihnen bildet die als Haufen in die Keimblasenhöhle vorspringende Masse der vegetativen Zellen (Fig. 35) einen Ballast, durch welchen die Einstülpung sehr erschwert wird, daher sie denn auch einen dementsprechend längeren Zeitraum, beim Frosch zwei Tage, für sich erfordert.

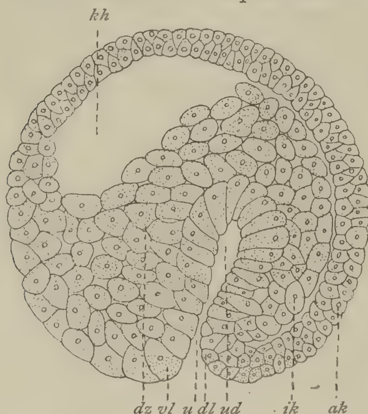


Fig. 38. Längsdurchschnitt durch eine Keimblase von Triton mit beginnender Gastrulaeinstülpung. Nach Hertwig. *ak, ik* äußeres, inneres Keimblatt; *kh* Keimblasenhöhle; *ud* Urdarm; *u* Urmund; *dz* Dotterzellen; *dl, vl* dorsale, ventrale Lippe des Urmundes.

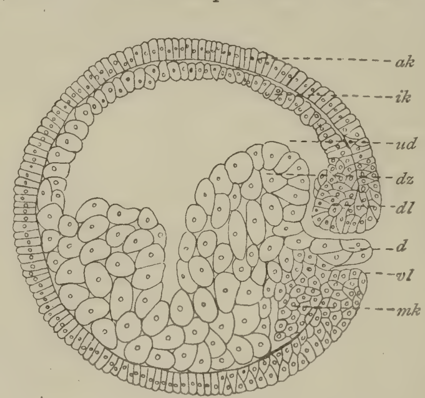


Fig. 39. Längsdurchschnitt durch eine fertig gebildete Gastrula von Triton. Nach Hertwig. *ak, ik, dz, dl, vl, ud* wie in Fig. 38. *d* Dotterpfropf, *mk* mittleres Keimblatt.

Die Einstülpung beginnt in einem kleinen Bezirk am Übergang der Decke in den Boden der Keimblase, in der sogenannten Randzone. Es entsteht hier eine anfangs kleine Rinne, die als enger Spalt in die Dottermasse allmählich tiefer eindringt (Fig. 38) und so zum Ausgang für die Bildung des Urdarms wird. Im weiteren Verlauf vergrößert sich dieselbe im Bereich der Randzone an ihren beiden Enden, nimmt die Form einer Sichel, dann eines Hufeisens an und schließt sich zuletzt zu einem Ring, der die Dotterzellen am Boden der Keimblase rings umfaßt (Fig. 39). Der Ring entspricht dem Urmund des Amphioxus, unterscheidet sich aber von ihm dadurch, daß er keine weite Öffnung umschließt, sondern von einer hellen Masse von Dotterzellen, dem sogenannten Rusconischen Dotterpfropf (*d*), vollkommen ausgefüllt wird. Der anfangs weite Urmund (auch Blastoporus bei den Amphibien genannt) wird während der Gastrulation Schritt für Schritt immer enger, da seine Lippe, welche durch die oben erwähnte Rinnenbildung begrenzt wird, über die vegetative Hälfte des Keims herüberwächst und sie so allmählich in das Innere das Urdarms aufnimmt. Währenddessen ist auch fortgesetzt neues Zellenmaterial in dem Bereich der Urmundlippe, in ähnlicher Weise wie bei der Gastrulation des Amphioxus, nach innen eingestülpt, ist die

Keimblasenhöhle verdrängt und durch die Urdarmhöhle ersetzt worden (Fig. 39, *ud*). Letztere wird zuerst nur als kleiner, enger Spalt angelegt (Fig. 38, *ud*) und gewinnt erst später an Ausdehnung. So gestaltet sich bei den Amphibien die Gastrulation, weil bei ihr viel passives Dottermaterial in den Urdarm mit aufzunehmen ist, zu einem komplizierteren Prozeß als beim Amphioxus, zu einem Prozeß, in dessen Verlauf teils Zellen zur Verdrängung des Blastocoels (Fig. 38, *kh*) in das Innere eingestülpt, teils die vegetative Hälfte der Keimblase durch die Bildung und Vergrößerung der Urmundlippen überwachsen wird.

Durch die Gastrulation entstehen auch hier zwei Keimblätter, das Ektoderm, welches schwarz pigmentiert ist, und das Entoderm, welches das Pigment nur spärlich enthält und zum großen Teil von den Dotterzellen gebildet wird, die ursprünglich dem Boden der Keimblase angehörten. Letztere nehmen auch an der Gastrula die spätere Bauchseite ein (Fig. 39), füllen wegen ihrer großen Masse den Urdarm über die Hälfte aus und setzen sich in den Urmund als Rusconischer Dotterpfropf fort.

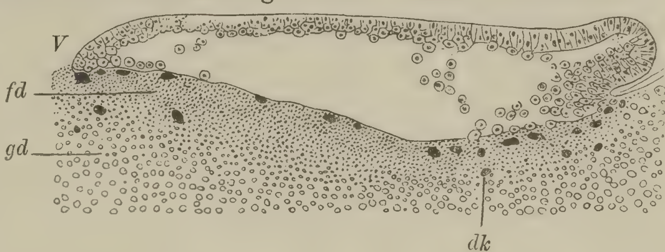


Fig. 40. Medianschnitt durch eine Keimblase von Pristiurus, an welcher die Gastrulaeinstülpung beginnt. Nach RÜCKERT. *ud* erste Anlage des Urdarms, *B* Keimblasenhöhle, *dk* Dotterkerne, *fd* feinkörniger Dotter, *gd* grobkörniger Dotter, *V* vorderer, *H* hinterer Rand der Keimblase.

Keimblätter der Reptilien, Vögel und Säugetiere.

Bei den meroblastischen Eiern wird die Einstülpung immer schwieriger zu verfolgen. Nur an der Blastula der Fische (Fig. 36) bildet sich am hinteren Rand der zelligen Keimscheibe eine Rinne (Fig. 40, *ud*) und eine Urmundlippe aus, von der aus Zellen in die Keimblasenhöhle hineinwachsen und ein inneres Keimblatt liefern. Auf diese Weise wird die Keimhaut doppeltblätterig. Bei Reptilien und Vögeln dagegen erhält man bei der üblichen Schnittuntersuchung von einem derartigen Einwachsen kein deutliches Bild mehr; es läßt sich nur bei Untersuchung jüngerer und älterer Stadien feststellen, daß die ursprünglich einfache Decke der Keimblase doppelblätterig und dadurch zur Rückenwand einer Gastrula geworden ist. Bei den meroblastischen Eiern vollzieht sich also die Gastrulation am Anfang ganz getrennt von der Aufnahme des Nahrungsdotters, da dieser wegen seiner riesenhaften Dimensionen auf dem Wege, der zum Teil noch bei den Amphibien eingeschlagen wird, d. h. durch Einstülpung, von dem eigentlich zelligen Keim unmöglich bewältigt werden kann. Die Aufnahme des Nahrungsdotters in den Darmraum geschieht hier allein durch Umwachsung, wie sie auch schon bei den Amphibien bewerkstelligt wurde. Die Umwachsung aber geht sehr langsam vor sich und dehnt sich auf späte Stadien der Entwicklung aus, auf welchen sich schon der embryonale Körper im ursprünglichen Bereich der Keimscheibe weit entwickelt und in alle Organe gegliedert hat. Genauer untersucht besteht der Prozeß darin, daß sich die Keimhaut, wo sie mit ihrem Rand an den Dotter angrenzt, durch Vermehrung ihrer Zellen fortwährend vergrößert und in die Fläche ausdehnt, daß sie auf diese Weise allmählich die ganze Dotterkugel umwächst

und indem sie sich auch hier allmählich in zwei, dann in vier Keimblätter sondert, den späteren Dottersack zu ihrer Umhüllung und Verdauung liefert.

Noch eigenartiger liegen die Verhältnisse bei den Säugetieren und beim Menschen. Geht man davon aus, daß bei ihnen das Ei sehr klein ist, sich äqual teilt und eine dünnwandige Keimblase liefert, in welcher der Dotter fehlt, so könnte man von vornherein erwarten, daß die Gastrulation in ähnlicher Weise wie beim Amphioxus durch Einstülpung vor sich gehen sollte. In Wirklichkeit aber ist der Verlauf ein ganz anderer und läßt sich, trotzdem der Dotter fehlt, vielmehr an die Verhältnisse der meroblastischen Eier anknüpfen. Die Stelle der Blasenwand, an welcher sich der früher beschriebene Furchungskugelrest (Fig. 34*) vorfindet, verhält sich in ihrer weiteren Umbildung wie die Keimscheibe der meroblastischen Eier; sie wird in zwei Keimblätter gesondert und führt dann den Namen Embryonalschild, weil in seinem Bereich sich in ähnlicher Weise wie in dem entsprechend kleinen Bezirk bei Reptilien und Vögeln der Körper des Embryo mit allen seinen Organen bildet. Von hier breitet sich allmählich das innere Keimblatt durch Vermehrung der am Rand gelegenen Zellen unter der einschichtigen Wand der ursprünglichen Keimblase aus und wandelt sie in einen doppelblätterigen Sack um. Dieser wird später auch vierblätterig und entspricht morphologisch in jeder Beziehung dem Dottersack der Reptilien und Vögel.

Unter Berücksichtigung dieser Besonderheiten und anderer entwicklungsgeschichtlicher Verhältnisse wie der Eihäute, die hier nicht weiter erörtert werden können, unter Berücksichtigung ferner der systematischen Stellung der Säugetiere hat sich dem Embryologen eine Hypothese aufgedrängt, welche dieses ganze Verhalten in sehr befriedigender und einfacher Weise erklärt. Nach ihr würden die Säugetiere von Vorfahren abstammen, welche große, dotterreiche Eier besessen haben und ovipar gewesen sind, wie die Reptilien und Vögel. Ihren Dottergehalt aber haben die Eier eingebüßt von dem Zeitpunkt an, wo sie nicht mehr nach außen abgelegt, sondern in der Gebärmutter entwickelt wurden, da sie hier eine ausgiebige Quelle der Ernährung in den Substanzen fanden, die sie jetzt von den Wandungen der Gebärmutter beziehen konnten. Sie sind daher nicht ursprünglich, sondern erst nachträglich wieder dotterarm geworden. Von diesem Standpunkt erscheint es wohl erklärlich, daß bei der ganz verschiedenen Vorgeschichte des Eies seine Gastrulation auch nicht mehr nach dem ursprünglichen und einfachen Typus eines Amphioxuseies verlaufen kann. Wie noch nebenbei bemerkt sei, läßt sich zugunsten dieser Hypothese auch die Tatsache verwerten, daß in der Tat eine kleine, dem Aussterben entgegengehende Gruppe australischer Säugetiere, die Monotremen, welche im System der Säugetiere die tiefste Stelle einnehmen, eierlegend wie die Reptilien und Vögel sind. Sie legen 2 cm große, in eine pergamentartige Schale eingehüllte, sehr dotterreiche Eier ab, welche sie in einem besonderen Brutbeutel (Mammartasche) längere Zeit mit sich herumtragen. Auch die Beuteltiere, welche sich an die Monotremen zunächst anschließen, aber schon lebendige, wenn auch nur unvollkommen ausgebildete

Junge gebären, bilden in ihrem Eierstock noch viel dotterreichere und größere Eier aus als die übrigen Säugetiere, die man als Mammalia Placentalia zusammenfaßt. Sie nehmen daher zwischen diesen und den Monotremen wie in anderen anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen auch in bezug auf ihre Eibildung eine Zwischenstellung ein.

Auf die einzelnen Modifikationen der Keimblase und Becherlarve bei den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere bin ich etwas ausführlicher eingegangen, weil sie uns lehren, wie ein einzelner Faktor, die verschieden große Ansammlung von Dotter und die Art seiner Verteilung im Ei allen Anfangsstadien der Entwicklung: dem Furchungsprozeß, der Bildung der Maulbeerkugel, der Keimblase und Gastrula ein besonderes Gepräge aufzudrücken und große Unterschiede im Ablauf der Entwicklung hervorzurufen imstande ist. Gleichzeitig gewinnen wir aber hierbei auch einen Einblick in das Verfahren und die Bedeutung der vergleichend-anatomischen Methode. Dadurch, daß wir in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere die entsprechenden Stadien der Entwicklung miteinander vergleichen, die sich unterscheidenden Merkmale erkennen und den verschiedenen Verlauf auf die ihnen zugrunde liegenden Ursachen wie hier auf Unterschiede in der Ansammlung und Anordnung des Deutoplasma zurückführen lernen, gewinnen wir erst ein tieferes Verständnis für den in dieser und jener Weise modifizierten Entwicklungsprozeß und einen einheitlichen Gesichtspunkt zur richtigen Beurteilung und Wertschätzung der einzelnen Modifikationen; wir werden so in den Stand gesetzt, einfachere, primitivere von komplizierteren Prozessen zu unterscheiden und diese von jenen unter Erkennung der ursächlichen Zusammenhänge genetisch abzuleiten. Die Richtigkeit der mit der vergleichend anatomischen Methode gewonnenen Ergebnisse läßt sich in manchen Fällen sogar auf experimentellem Wege einer kritischen Prüfung unterziehen und bestätigen. So haben die einzelnen Modifikationen des Furchungsprozesses sowie die Teilungsregeln von der Stellung der Spindel und der Richtung der Teilungsebenen auch eine nachträgliche Bestätigung durch das Experiment unter Verwertung der Kompressionsmethode gefunden.

Keimblase und Gastrula der Wirbellosen.

Wenn wir jetzt noch auf die Keimblase und Gastrula bei den Wirbellosen eingehen, so soll es nur in aller Kürze unter Hervorhebung einiger Musterbeispiele geschehen. In zahlreichen Abteilungen wird eine typische, mit weiter, zentraler Höhle versehene Keimblase und ebenso eine Becherlarve, welche mit derjenigen des Amphioxus große Ähnlichkeit zeigt, aufgefunden. Häufig verlassen die Embryonen schon auf dem Blasenstadium die Eihüllen und da ihre Zellen auf ihrer Oberfläche lebhaft schlagende Flimmerhärchen entwickelt haben, bewegen sie sich im Wasser als rotierende Flimmerkugeln (Blastosphären) hurtig vorwärts. Wenn sie dann durch Einstülpung einen Urdarm entwickelt haben, sind sie schon zur selbständigen Nahrungsaufnahme befähigt, indem Infusorien, Algenzellen, zerfallene organische Stoffe in die verdauende Höhle aufgenommen, durch Ausscheidung von Sekreten verarbeitet und resorbiert werden. Wegen ihrer weiten Verbreitung in allen Klassen

des Tierreichs sind Keimblase und Becherlarve mit Recht als die gemeinsame Grundform bezeichnet worden, aus deren speziellerer Umbildung alle später verschieden gestalteten Tiere mit ihren verschiedenartig gelagerten und geformten Organen und Geweben hervorgegangen sind. Zwar werden auch in einzelnen Klassen und Ordnungen der Wirbellosen, wie bei den Wirbeltieren, die beiden typischen Grundformen vermißt und durch abweichende, sie vertretende Gestaltungen ersetzt; diese lassen sich dann aber meist bei vergleichend-anatomischer Untersuchung als Modifikationen von ersteren ableiten. So werden neben der typischen durch Einstülpung (Invagination) entstandenen Gastrula noch eine epibolische oder Umwachungsgastrula sowie eine durch

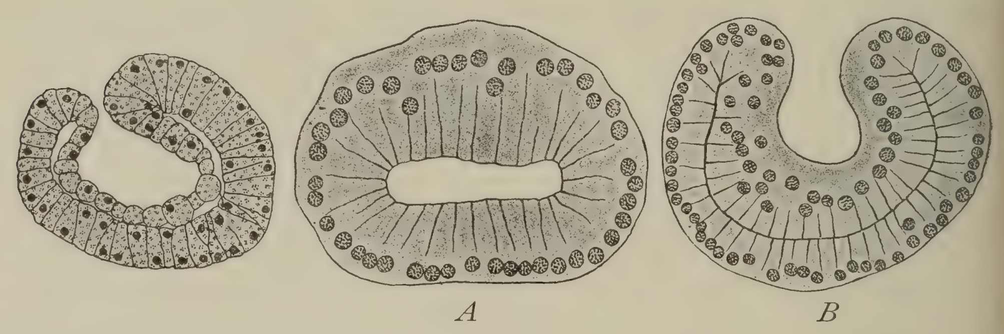


Fig. 41. Gastrula von Aurelia flavidula. Nach IDA HYDE.

Fig. 42 *A* und *B*. Durchschnitte durch Keimblase *A* und Gastrula *B* von Phoronis. Nach DE SALYS-LONGCHAMPS.

Delamination gebildete Form unterschieden. Als das Moment, welches auch bei den Wirbellosen die Abweichungen vom Typus bedingt, ist wieder die reichere Ausstattung der Eizelle mit Reservestoffen (Deutoplasma) und die vielfach variierte Verteilung derselben im Eiraum in ähnlicher Weise anzusehen, wie es schon beim Studium der Wirbeltiere nachzuweisen versucht worden ist. Namentlich im Stamm der Arthropoden, aber auch in einzelnen Abteilungen der Cölenteraten, Würmer und Mollusken sind die ersten Entwicklungsstadien wegen des Dotterreichtums der Eier im höchsten Grade modifiziert. Hierauf näher einzugehen, müssen wir unterlassen, da wir sonst in Spezialprobleme der vergleichenden Entwicklungslehre tiefer eindringen müßten, als es sich mit dem allgemeinen Plan dieses Werkes vertragen würde. Dagegen mögen die nebenstehenden Abbildungen als Beispiele dienen, um die weite Verbreitung typischer Keimblasen und Becherlarven in den verschiedensten Klassen der Wirbellosen an ihnen zu beweisen.

Figur 41 zeigt uns den Durchschnitt einer Gastrula von Aurelia flavidula, einer Meduse. Die Figuren 42, *A* und *B* gehören einem Vertreter aus der Klasse der Würmer, der im Meer lebenden Phoronis an. Aus der Keimblase, deren Wand aus einer einfachen Lage langer Zylinderzellen zusammengesetzt ist (*A*), entsteht wie beim Amphioxus durch einfache Einstülpung der Becher *B* mit seinem inneren und äußeren Keimblatt. Ähnlich sehen die entsprechenden Embryonalstadien bei einer anderen Abteilung der Würmer, den Chaetognathen, aus; ebensolche finden sich auch bei einzelnen Vertretern der Tunikaten,

welche durch den Besitz einer Chorda und eines Nervenrohrs Anknüpfungspunkte an den Stamm der Wirbeltiere darbieten. Die Figuren 43, *A* und *B* sind die Keimblase und Gastrula eines Brachyopoden, einer kleinen Tierabteilung, die im System gewöhnlich mit dem Stamm der Würmer vereinigt wird. Die große Ähnlichkeit mit den Figuren 42, *A* und *B* von Phoronis ist sofort zu erkennen.

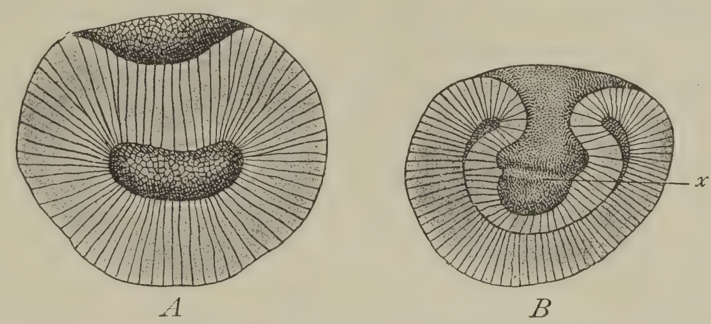


Fig. 43 *A* und *B*. Durchschnitt durch Keimblase *A* und Gastrula *B* von Terebratulina septentrionalis. Nach CONKLIN. *A* Keimblase mit beginnender Einstülpung. *B* Ausgebildete Gastrula. *x* Ringfalte, welche den Urdarm in seiner Mitte etwas einschnürt.

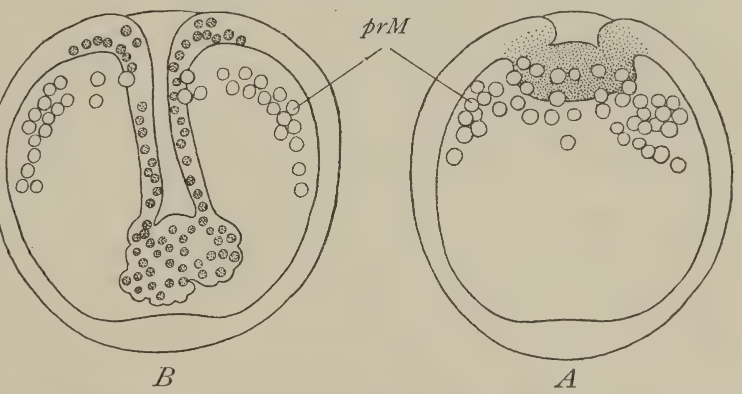


Fig. 44 *A* und *B*. Zwei Stadien in der Entwicklung der Gastrula von Echinus mikrotuberculatus. Nach HERM. SCHMIDT. *A* jüngeres, *B* älteres Stadium. *prM* primäres Mesenchym.

Das letzte Beispiel ist dem Stamm der Echinodermen entnommen. Figur 44 *A* ist eine typische Keimblase, die im Begriff steht, sich zur Gastrula umzuwandeln. Ist doch schon ein kleiner Bezirk ihrer Oberfläche als ein Grübchen nach innen eingestülpt. Als eine Besonderheit dieses Beispiels ist noch hervorzuheben, daß die Keimblasenhöhle der Echinodermen mit einer Gallerte erfüllt ist und daß bei Beginn der Gastrulation aus dem Zylinderepithel an dem Ort der Einstülpung amöboide Zellen auswandern, sich im Binnenraum allseitig verteilen und so einem Stützgewebe mit sternförmigen Zellen, einem Mesenchym, den Ursprung geben.

In Figur 44 *B* ist die Einstülpung des Urdarms beendet. Derselbe stellt hier aber nur einen engen Schlauch dar, dessen Wand, das innere Keimblatt, durch einen weiten, mit der Gallerte gefüllten Zwischenraum, dem ursprünglichen Blastocoel, vom Ektoderm dauernd getrennt bleibt. Es wird also in diesem Fall die Keimblasenhöhle nur zum kleineren Teil bei der Einstülpung verdrängt. Hierin bietet sich uns eine bemerkenswerte Abweichung von den andern bisher besprochenen Beispielen dar, wo bei der Gastrulation die Keimblasenhöhle bis auf einen kaum sichtbaren Spalt verdrängt wurde und inneres und äußeres Keimblatt sich dicht aneinander lagerten. Ich erinnere an die Gastrula von Amphioxus (Fig. 37*B*), von Triton (Fig. 39), von Aurelia (Fig. 41), von Phoronis (Fig. 42*B*), von Terebratulina (Fig. 43*B*).

6. Experimentelle Verwertung der ersten Entwicklungsstadien zur Entscheidung einiger Grundhypothesen der Entwicklungslehre. (12)

Außer den schon früher besprochenen Eingriffen, bei welchen die Stellung der Kernspindel und die Richtung der Teilungsebenen durch Druck verändert wurden, sind noch manche andere wichtige Experimente an Eiern während der ersten Stadien ihrer Entwicklung ausgeführt worden. Sie haben uns überraschende und interessante Einblicke in das Verhalten der Zellen zueinander und in ihre „prospektiven Potenzen", wie man sagt, verschafft; außerdem aber haben sie noch ein besonderes Interesse dadurch erhalten, daß sie als Ausgangspunkt und als Beweismaterial für einige Grundhypothesen der Entwicklung gedient haben, bei deren Annahme oder Verwertung sich die Biologen seit zwei Jahrzehnten in zwei Heerlager geteilt haben. Beginnen wir daher, ehe wir uns mit den Experimenten beschäftigen, mit einer kurzen Darstellung der Hypothesen, für welche sie als Beweismaterial herangezogen worden sind. Die Hypothesen sollen eine Antwort auf die Frage geben: Durch welche Ursachen werden die Zellen, welche durch fortgesetzte Teilung aus der Eizelle hervorgehen, im Laufe der Entwicklung in verschiedener Weise differenziert, so daß sie zu diesem oder jenem Gewebe des ausgebildeten Tieres werden? Die Frage läßt sich auch noch in einer anderen Fassung aufwerfen, wenn wir die Keimzelle als die Anlage bezeichnen, welche durch den Entwicklungsprozeß in seinem Endprodukt, der fertigen Tierart, realisiert wird, oder wenn wir in ihr eine Substanz erblicken, die in ihrer komplizierten Organisation eine Fülle von Potenzen enthält, die allmählich im Entwicklungsverlauf ihre Verwirklichung finden. Dann lautet die Frage, in welcher Weise werden die im Organismus der Eizelle gegebenen, zahlreichen, komplizierten Anlagen oder Potenzen durch den Entwicklungsprozeß realisiert oder für uns zur wirklichen Erscheinung gebracht?

A priori sind hierüber zwei entgegengesetzte Ansichten, die im einzelnen wieder verschiedene Schattierungen zulassen, nicht nur möglich, sondern auch aufgestellt und als Theorien, zum Teil in minutiöser Weise, ausgearbeitet worden. Ich meine die Theorie der Biogenesis, die Mosaik- und die Keimplasmatheorie, das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und der organbildenden Substanzen. Für den Historiker der Naturwissenschaften gewinnen diese Theorien noch ein Interesse dadurch, daß sie an Gedankengänge anknüpfen, welche schon in früheren Jahrhunderten die Naturforscher in die beiden Schulen der Evolutionisten und der Epigenetiker getrennt haben.

Theorie der Biogenesis.

Eine Verbindung von präformistischen und epigenetischen Anschauungen birgt die Theorie der Biogenesis in sich: Ihre Hauptannahme ist, daß die befruchtete Eizelle den ganzen Komplex ihrer Anlagen bei der Teilung auf die von ihr abstammenden Tochterzellen überträgt. Wenn aus den früher angegebenen Gründen das Idioplasma oder die für die Vererbung vorzugsweise in Betracht kommende Substanz im Zellenkern enthalten ist, muß seine Teilung als erbgleiche bezeichnet werden. In der Längsspaltung der Chromo-

somen ist ein hierfür geeigneter Mechanismus gegeben. Um die später im Entwicklungsprozeß hervortretenden Unterschiede zwischen den Zellen, die ihrer Herkunft nach artgleich und mit dem vollen Idioplasma ausgerüstet sind, zu erklären, wird in der Biogenesistheorie angenommen, daß infolge besonderer Ursachen in einzelnen Zellen bestimmte Einzelanlagen aus dem gesamten Komplex aktiv werden und ihren Charakter bestimmen, während andere latent bleiben oder allmählich auch ganz rudimentär werden. Die Ursachen aber oder die Bedingungen, infolge deren die bestimmten und gerade erforderlichen Einzelanlagen aktiviert werden, erzeugt der Entwicklungsprozeß aus sich selbst, und zwar dadurch, daß die artgleichen Zellen ihre Selbständigkeit verlieren und zu abhängigen Teilen einer übergeordneten höheren Lebenseinheit werden. Denn als integrierte Bestandteile eines vielzelligen Organismus geraten sie durch den Entwicklungsprozeß selbst unter ungleiche Bedingungen und erfahren in verschiedener Weise 1. den Einfluß zahlreicher äußerer Faktoren, unter denen sich der Lebensprozeß im ganzen vollzieht, und 2. die unendlich komplizierten Wirkungen, welche auf den verschiedenen Stufen der Entwicklung die immer zahlreicher werdenden, elementaren Lebenseinheiten aufeinander ausüben. Sie werden also durch die Natur des Entwicklungsprozesses selbst räumlich und zeitlich unter ungleiche Bedingungen gebracht und als integrierte Elementareinheiten eines höheren Verbandes nach dem Prinzip sozialer Vereinigung und Arbeitsteilung zu besonderen Leistungen determiniert und demzufolge auch histologisch differenziert.

Wenn wir noch etwas genauer auf diesen Prozeß der Aktivierung der einzelnen Komponenten der von der befruchteten Eizelle abstammenden Anlage eingehen, so nehmen die ihrer Abstammung nach artgleichen Zellen während der einzelnen Phasen der Entwicklung verschiedene Stellungen ein, durch welche ihre Beziehungen zueinander, zum Ganzen und zur Außenwelt bestimmt werden; sie erhalten gewissermaßen ein ihre Wirkungsweise beeinflussendes Raumzeichen. Die einen werden zum Beispiel um den animalen, die anderen um den vegetativen Pol des Eies gruppiert; die einen kommen ins äußere, die anderen ins innere Keimblatt zu liegen, die einen erhalten eine Lage in der Umgebung des Urmundes (Nervenplatte, Chorda), die anderen in größerer Entfernung von diesem für die Organbildung wichtigen Ort; somit geraten bei ihrem Zusammenwirken die artgleichen Zellen in verschiedene Zustände gemäß ihrer verschiedenen Position, welche sich auf jeder Stufe des Wachstums ändert.

Außerdem aber werden die Zellen noch dadurch determiniert, daß sie der Zeit nach unter räumliche Bedingungen, die für die einzelnen Gruppen verschieden sind, geraten; sie erhalten eine verschiedene Geschichte. Die Zellen unterscheiden sich auf späteren Stadien des Entwicklungsprozesses untereinander und von früheren Zellengenerationen auch dadurch, daß sie ein Stück „besonderer Entwicklungsgeschichte" hinter sich haben, nämlich die früher durchlaufenen Zustände des Wachstumsprozesses, welche bei den einzelnen Gruppen verschieden sind. Zellen des äußeren Keimblattes

haben andere Einwirkungen als Abkömmlinge des inneren Keimblattes erfahren. Indem in ihnen die früher durchlaufenen Zustände nachwirken, werden sie nicht nur durch die momentan gegebenen, sondern auch durch die zeitlich vorausgegangenen Beziehungen determiniert.

Durch die Theorie der Biogenesis lassen sich die mannigfaltigen Erscheinungen der ungeschlechtlichen und der geschlechtlichen Vermehrung der Organismen, ebenso wie die Erscheinungen der Regeneration erklären. Da die Entwicklung in erster Linie auf Vermehrung des Idioplasma durch erbgleiche Teilung beruht, ist von Haus aus jede Zelle oder jeder Zellkomplex, losgelöst vom Ganzen, befähigt das Ganze wieder zu reproduzieren, indem ein neuer Entwicklungsprozeß anhebt. Auf der anderen Seite macht es auch keine Schwierigkeit, wenn nicht alle Zellen des Körpers, was ja zumal bei höheren Organismen der Fall ist, die Potenz zur Reproduktion des Ganzen besitzen. Denn wie durch Arbeitsteilung und Differenzierung einzelne ererbte Anlagen aktiviert werden, so können andere auch infolge mangelnder und entsprechender Reize latent bleiben, ja sie können sogar vollständig verkümmern. Daher hat es nichts Wunderbares, wenn eine Blutzelle nur wieder eine Blutzelle, und ebenso Bindegewebs-, Knorpel-, Drüsen-, Muskelzellen nur wieder ihresgleichen hervorbringen. Ob eine Gewebszelle außer ihren sichtbaren Eigenschaften in ihrem Idioplasma auch noch latente Anlagen besitzt, kann zuweilen durch das Experiment festgestellt werden, bleibt aber im allgemeinen verborgen; denn es fehlt uns an Mitteln, um in jedem Fall zu entscheiden, welchen Vorrat latenter Potenzen eine Zelle noch neben ihren manifest gewordenen Eigenschaften besitzt.

Keimplasma- und Mosaiktheorie.

Einen prinzipiell entgegengesetzten Standpunkt nehmen die übrigen Hypothesen ein; denn sie gehen von der zweiten Möglichkeit aus, daß während der Entwicklung der ganze Komplex der Anlagen bei den aufeinander folgenden Teilungen des Eies in seine einzelnen Komponenten zerlegt wird, und daß schließlich im fertigen Organismus die meisten Zellen nur noch eine spezielle Anlage besitzen und durch sie in ihrem definitiven Charakter bestimmt werden. Hierbei sind wieder zwei Unterfälle möglich, die auch ihre Vertreter gefunden haben. Die einen verlegen den Anlagekomplex, wie es auch in der Biogenesistheorie geschieht, in die Kernsubstanz, die anderen in das Protoplasma mit seinen verschiedenen Bestandteilen. Das erste ist in der Keimplasma- und in der Mosaiktheorie, das zweite in dem Prinzip der organbildenden Keimbezirke oder der organbildenden Stoffe geschehen. Die Forscher, welche den Anlagekomplex in den Kern verlegen, erblicken in der Karyokinese ein Mittel zu seiner allmählich erfolgenden Zerlegung in einzelne Spezialanlagen. An Stelle der erbgleichen Teilung der Biogenesistheorie tritt die erbungleiche oder differentielle Teilung; durch sie wird die Aufteilung der im befruchteten Ei ererbten Gesamtanlage auf die sich in verschiedenen Richtungen differenzierenden Zellen während der Entwicklung bewirkt. Bis in das minutiöseste hat Weismann diesen Gedanken in seiner Architektur des Keimplasma durch Annahme besonderer Iden, Determinanten und Bio-

phoren durchzuführen versucht. Während die Biogenesis in ihrer Ausführung einen mehr epigenetischen Charakter zeigt, ist die Keimplasmatheorie rein evolutionistisch gedacht und ausgearbeitet. Während dort je nach der Lage der Bedingungen oder aus der ganzen Konstellation auf jeder Stufe der Entwicklung die nächstfolgende bestimmt wird, gestaltet sich hier die Entwicklung zu einem zwangsläufigen Prozeß. Ist doch schon in der Architektur des Keimplasma der Mechanismus seiner Zerlegung in die einzelnen Determinanten und ebenso ihre Verteilung auf alle sich folgenden Zellgenerationen von vornherein festgesetzt, ähnlich wie in einer Musikdose ein Lied in seiner Tonfolge mechanisch produziert wird, wenn die Einstellung des ausgearbeiteten Mechanismus auf ein bestimmtes Stück erfolgt ist. Hier liegt einer der schwächsten Punkte der Keimplasmatheorie. Denn die Entwicklung einer befruchteten Eizelle ist kein derart zwangsläufig eingerichteter Prozeß, sondern im Gegenteil anpassungsfähig, wie Erfahrung und Experiment lehren. Andere ernste Schwierigkeiten entstehen auch bei der Erklärung der zahllosen verschiedenen Arten der ungeschlechtlichen und der geschlechtlichen Zeugung sowie der Regeneration, also in allen Fällen, in denen einzelne Zellen oder Zellenkomplexe noch die Potenz zur Reproduktion entweder des ganzen Organismus oder größerer und kleinerer Komplexe desselben nachweisbar besitzen. Zwar wurde in diesen Fällen zur Beseitigung der erhobenen Einwände und zur Aufrechterhaltung der Theorie von ihren Urhebern die Zusatzhypothese gemacht, daß viele Zellen nicht nur ihre speziellen Determinanten durch erbungleiche Teilung, sondern zugleich noch durch erbgleiche Teilung auch den gesamten ursprünglichen Anlagekomplex der befruchteten Eizelle erhalten. Damit wird aber die Hauptannahme, wie uns scheint, eigentlich wieder aufgehoben und in ihr Gegenteil verwandelt, indem an Stelle der erbungleichen wieder die erbgleiche Teilung als entgegengesetztes Prinzip zu Hilfe gerufen wird.

Organbildende Keimbezirke und Stoffe.

Über das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und der organbildenden Stoffe können wir uns kurz fassen, da es gewissermaßen eine Verallgemeinerung aus einer Reihe von Tatsachen ist, welche die schon ausführlich dargestellte Eistruktur und die von ihr abhängigen verschiedenen Arten des Furchungsprozesses mit seinen besonderen Mustern eines Zellenmosaiks betreffen. Die größte Schwäche dieser Theorien liegt, von anderen Einwänden ganz abgesehen, augenscheinlich darin, daß sie nur von der Eizelle ausgeht, dagegen ganz unberücksichtigt läßt, daß ebensogut wie die weibliche auch die männliche Keimzelle eine Anlage einer speziellen Tierart ist. Der Samenfaden läßt aber nichts von organbildenden Keimbezirken und organbildenden Stoffen von der Art, wie sie in der Eizelle vorgefunden werden, erkennen. Schon allein dieser Umstand sollte zu bedenken geben, ob in den oben erwähnten Theorien nicht Strukturverhältnissen der Eizelle eine theoretische Bedeutung beigemessen wird, die allein von diesem Gesichtspunkt aus ihnen unmöglich zukommen kann.

Um sich in diesen strittigen Fragen Klarheit zu verschaffen, hat man zum biologischen Experiment seine Zuflucht genommen. Man hat in die Potenzen einzelner Embryonalzellen, die durch Teilung aus dem Ei entstehen, einen Ein-

blick zu gewinnen versucht, indem man die anderen aus dem Entwicklungsprozeß ausschaltete oder ihre Beziehungen zueinander veränderte. Es kann dies in verschiedener Weise geschehen. Hierbei sind wichtige Ergebnisse erzielt worden. Dieselben sind aber, je nachdem sie an den Eiern dieser oder jener Tierart vorgenommen wurden, zuweilen in auffälliger Weise verschieden ausgefallen und infolgedessen auch bald zugunsten dieser bald jener Theorie verwertet worden. Die Embryologen haben sich hierdurch veranlaßt gesehen, mit Rücksicht auf den ungleichen Ausfall der schon in großer Zahl und an sehr verschiedenen Objekten ausgeführten Experimente die tierischen Eier in zwei Gruppen einzuteilen, 1. in die Gruppe der Regulationseier und 2. in die Gruppe der Mosaikeier. Ehe wir zur Besprechung der an ihnen gewonnenen Ergebnisse übergehen, sei aber vorausgeschickt, daß beide Gruppen durch Übergangsformen verbunden sind, und daß daher manche Objekte bald zu dieser bald zu jener Gruppe, meist je nach dem theoretischen Standpunkt des Experimentators, hinzugerechnet werden.

1. Die Regulationseier.

Zu dieser Gruppe gehören alle kleinen, isolecithalen Eier mit totaler äqualer Furchung, wie sie bei manchen Medusen, bei vielen Echinodermen, bei Amphioxus usw. gefunden werden. Aber auch größere dotterreichere Eier mit inäqualer Teilung sind nach dem Ausfall der Experimente hierher zu rechnen: so die vieluntersuchten Eier von Frosch und Triton. Um auf den ersten Teilungsstadien einige Zellen aus dem Entwicklungsprozeß auszuschalten, hat man verschiedene Methoden ausfindig gemacht. Man hat mit einer scharfen Nadel eine oder mehrere Zellen angestochen, um sie durch die mechanische Verletzung entweder ganz abzutöten oder wenigstens erheblich zu schädigen, und hat verfolgt, was für ein Entwicklungsprodukt der normal gebliebene Rest von Furchungskugeln liefert. Der Versuch ist nicht ganz einwandsfrei, da die zerfallene oder nur geschädigte Hälfte innerhalb der Dotterhaut zurückbleibt, gerinnt, einen Teil des Eiraums ausfüllt und so ein störendes Hindernis für die ungehemmte und normale Weiterentwicklung der unverletzt gebliebenen Embryonalzellen abgibt.

Zwerglarven von Amphioxus.

Viel zweckentsprechender und weniger schädigend ist die jetzt meist gebrauchte Methode, durch mechanische Eingriffe die Embryonalzellen auf dem Stadium der 2., 4. oder 8. Teilung ganz oder teilweise voneinander zu trennen. Bei Eiern von Seeigeln und Amphioxus gelingt dies sehr leicht durch vorsichtiges Schütteln in einem mit Meerwasser gefüllten Reagenzglas. Noch leichter geht hierbei die Trennung vor sich, wenn man die Eier kurze Zeit in kalkfrei gemachtes Meerwasser (Durchleitung von Kohlensäure) gebracht hat, da in ihm die Furchungsstücke die Tätigkeit, sich nach jeder Teilung an den Berührungsflächen abzuplatten und fest zusammenzuschließen, verlieren. Sie nehmen im kalkfreien Meerwasser Kugelform an, so daß schon bei geringem Schütteln ein in 2, 4 und mehr Zellen geteiltes Ei in seine Komponenten auseinanderfällt. Die getrennten Embryonalzellen kann man mit einer feinen Pipette auffangen und in einem

Uhrschälchen für sich isoliert weiter züchten, um festzustellen, was aus ihnen wird. Hierbei zeigt sich nun, daß jedes Teilstück, nachdem es Kugelform angenommen hat, sich genau so weiter entwickelt, wie sich das ganze Ei entwickelt haben würde. Mag es sich um eine isolierte Halbkugel der ersten Teilung oder um ein Viertel- oder ein Achtelstück des zweiten und dritten Furchungsstadiums handeln, in jedem Fall entwickelt sich aus ihnen eine normale Maulbeerkugel, dann eine Keimblase, später eine Gastrula usw., nur von entsprechend kleinerem, zwergenhaftem Format. So kann der Experimentator durch seinen Eingriff aus dem Ei des Amphioxus anstatt einer Larve deren 2, 4 oder sogar 8 erhalten, je nachdem er die Zerlegung durch Schütteln während der Teilung des Eies in 2, 4 oder 8 Zellen vorgenommen hat. Zum Beleg habe ich aus einer Arbeit von Wilson genaue Kopien von vier Becherlarven zusammengestellt. Schon an ihrer Größe sieht man es ihnen sofort an, ob sie von einem ganzen Ei (Fig. 45, *A*) oder von einem halben Teilstück (Fig. 45, *B*) oder von einem Viertelstück (Fig. 45, *C*) oder gar von einem Achtelstück (Fig. 45, *D*) abstammen. Unter günstigen Verhältnissen lassen sich die Zwerggastrulae von halber und von viertel Größe auch noch weiter zu kleinen Amphioxuslarven züchten, die Chorda, Nervenrohr, Muskelsegmente, Darm usw. in normaler Weise, nur alles in entsprechend verkleinertem Maßstab besitzen.

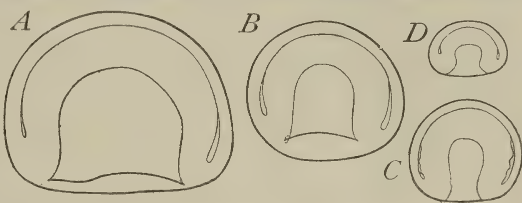


Fig. 45 *A*—*D*. Normale Gastrula und Teilgastrulae von Amphioxus. Nach Wilson. *A* aus dem ganzen Ei, *B* aus einer einzigen, künstlich isolierten Zelle des zweigeteilten, *C* des viergeteilten, *D* des achtgeteilten Eies gezüchtete Gastrula.

Zwerglarven von Triton.

Nun darf man nicht glauben, daß ähnliche Ergebnisse etwa nur bei niederen Wirbellosen zu gewinnen wären. Auch bei Amphibien ist es geglückt, aus einem Ei auf experimentellem Wege zwei Larven hervorzubringen. Allerdings muß hier zur Trennung der beiden ersten Teilhälften ein anderes Verfahren eingeschlagen werden; denn „die Schüttelmethode" führt hier nicht zum Ziel, teils weil der Dotter von einer dicken, nicht leicht zu zerreißenden Membran umschlossen wird, teils weil die durch die erste Teilung entstandenen Halbkugeln des hirsekorngroßen Eies in weiter Ausdehnung zu fest aneinanderhaften. Hier hilft man sich in der Weise, daß man das noch mitten in seiner Teilung begriffene Ei mit einem feinen Kokonfaden entsprechend der Teilebene umschnürt und die Schlinge langsam zuzieht. Wenn auch nicht in allen Fällen gelingt es doch in einigen mit diesem Verfahren die beiden Teilhälften voneinander zu isolieren. Und siehe da: aus beiden Hälften eines Tritoneies, das für solche Versuche sich wegen seiner ovalen Form am meisten empfiehlt (Fig. 46), entwickeln sich kleine Molchlarven, die als Zeichen ihrer gemeinsamen Abstammung aus einem Ei noch von einer gemeinsamen Dotterhaut und Gallerthülle (*g*) umgeben sind. Von einem normalen Tier unterscheiden sie sich ebenfalls wie die Amphioxuszwerge nur durch ihre halbe Größe; sie führen, wenn sie alt genug geworden sind, zuckende Bewegungen in ihren Hüllen aus. Vom normalen Tier nur durch ihre halbe Größe unterschieden,

besitzen sie wie dieses alle Organe; ein jedes von ihnen hat ein Gehirn und Rückenmark, zwei Augen, zwei Hörbläschen, zwei Riechgrübchen usw.

Künstlich erzeugte Doppelmißbildungen.

Nicht immer gelingt die vollständige Trennung der beiden Teilstücke eines Eies weder beim Schütteln noch beim Durchschnüren. Im ersten Fall können sich beide Hälften in der erhalten gebliebenen Hülle nur etwas verschieben und ihre Stellung zueinander verändern, im zweiten Fall bleiben sie durch einen mehr oder minder dicken Stiel innerhalb des Schnürrings noch verbunden. Das Ergebnis gibt uns eine ebenso interessante wie wichtige Ergänzung zu dem vorigen. Denn unter solchen Verhältnissen kommt es zur Entstehung von Doppelmißbildungen der verschiedensten Art. So zeigt uns Figur 47 vier etwas verschiedenartige Beispiele von Doppelgastrulae von Amphioxus. Schon die Veränderung in der Stellung der beiden ersten Teilhälften, die durch das Schütteln hervorgerufen wurde, hat genügt, jede zu getrennter Entwicklung zu veranlassen. Indem jetzt zwei Zellenhaufen, die nur eine Strecke weit verbunden sind, aus dem Furchungsprozeß hervorgehen, entwickelt sich in jedem Haufen eine eigene Keimblasenhöhle; hierauf entsteht an jeder Hälfte der Zwillingskeimblase eine Einstülpung für sich. Und auch hier kann man durch Vergleich verschiedener Fälle sich weiter noch davon überzeugen, wie geringfügige und zufällige Abweichungen in der Stellung der beiden Zellen zueinander die spätere Form der Zwillinge sehr wesentlich verändern können. So ist in Fig. 47, *A* ein Urmund nach vorn, der andere nach hinten, in Figur 47, *B* sind sie nach entgegengesetzten Seiten gerichtet, in *C* und *D* sind sie in der gleichen Richtung orientiert, aber verschieden weit voneinander getrennt. Schon auf Grund dieser Befunde kann man voraussagen, daß auch die weiter entwickelten Doppellarven verschieden ausfallen und daß Amphioxuszwillinge entstehen werden, deren Kopfenden entweder in entgegengesetzten oder in gleichen Richtungen orientiert, die ferner mit der Bauch-, der Seiten- oder Rückenfläche verschieden weit verbunden sein werden.

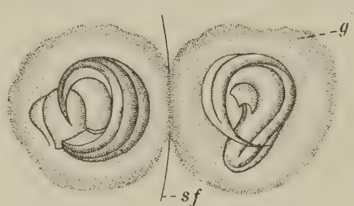


Fig. 46. Ein Ei von Triton cristatus, bei welchem auf dem Zweiteilungsstadium die zwei Zellen durch Umschnürung mit einem Seidenfaden getrennt wurden und sich infolgedessen zu zwei selbständigen Embryonen entwickelten. Kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen der zwei aus seinem Ei entstandenen Embryonen. Nach HERLITZKA.

Ein Produkt unvollkommener Durchschnürung eines zweigeteilten Tritoneies ist in Figur 48 abgebildet, eine Mißbildung mit vollständig voneinander getrennten Köpfen und verdoppelten vorderen Rumpfabschnitten, die nach hinten untereinander verwachsen sind und allmählich in einen gemeinsamen einfachen Rumpf und in ein einfaches Schwanzende übergehen. Die Duplicitas anterior, wie in der Lehre der Mißbildungen (Teratologie) das abgebildete Monstrum heißt, war schon so weit entwickelt, daß es aus den Eihüllen ausgeschlüpft war, im Zuchtglas hurtig herumzuschwimmen und auch Nahrung aufzunehmen vermochte.

Es wird hier gewiß von mancher Seite die Frage aufgeworfen werden, wie weit sich die Zerlegung des Eies in entwicklungsfähige Teilstücke wird ausführen lassen. Wie das Experiment gelehrt hat, ist die Grenze gewöhnlich

bei Achtelstücken erreicht. Wenn eine isolierte Embryonalzelle des 16teiligen Stadiums sich auch noch teilt und einen Zellenhaufen liefert, eventuell sogar zu einer Keimblase wird, so kommt es doch nicht mehr zur Gastrulation, und das Bruchstück stirbt bald ab. Die Entwicklung zu einer normalen Zwerglarve setzt demnach immer ein gewisses Quantum entwicklungsfähiger Substanz voraus.

Beweis für die Biogenesistheorie.

Die von den Regulationseiern mitgeteilten Experimente sind ebenso wie die Kompressionsversuche, durch welche eine Umlagerung der Kerne und eine veränderte Form und Gruppierung der Embryonalzellen herbeigeführt wird,

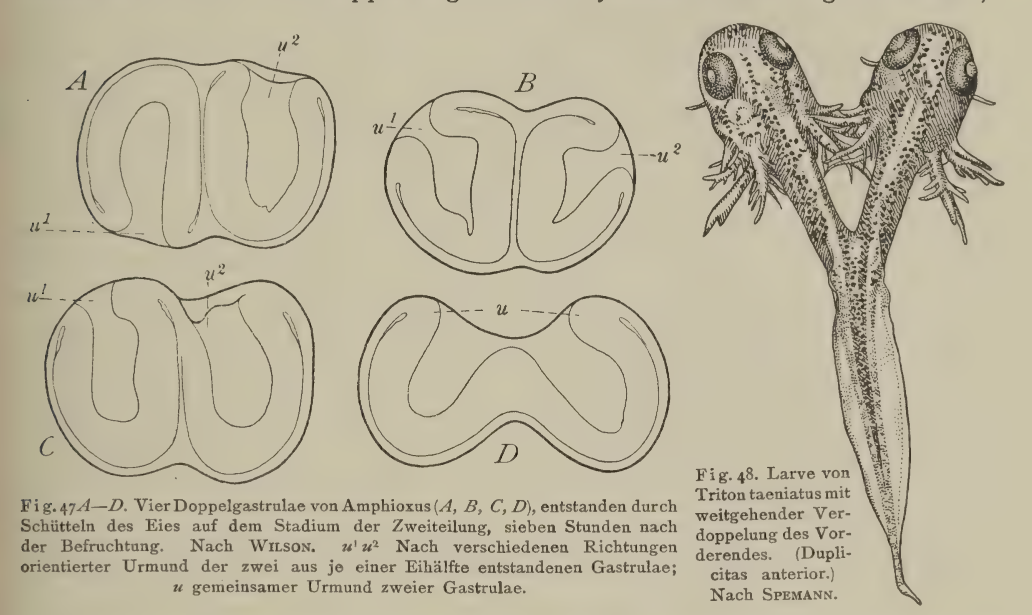


Fig. 47 *A—D*. Vier Doppelgastrulae von Amphioxus (*A, B, C, D*), entstanden durch Schütteln des Eies auf dem Stadium der Zweiteilung, sieben Stunden nach der Befruchtung. Nach Wilson. u^1 u^2 Nach verschiedenen Richtungen orientierter Urmund der zwei aus je einer Eihälfte entstandenen Gastrulae; *u* gemeinsamer Urmund zweier Gastrulae.

Fig. 48. Larve von Triton taeniatus mit weitgehender Verdoppelung des Vorderendes. (Duplicitas anterior.) Nach Spemann.

ein wertvolles Beweismaterial zugunsten der Biogenesistheorie. Denn wenn man aus einem Ei anstatt einer Larve 2, 4 oder 8 Zwerglarven experimentell gewinnen kann, Zwerglarven, die abgesehen von ihrer halben, viertel oder achtel Größe sonst normal und ohne Defekte entwickelt sind, dann ist der unanfechtbare Beweis geliefert, daß während der ersten Furchungsstadien erbgleiche Teilung stattgefunden oder daß jede Embryonalzelle die volle, unzerlegte Erbmasse erhalten hat. Man erkennt aber auch, wie die Lage und Verbindung der Zellen zueinander darüber entscheidet, was im Laufe der Entwicklung aus ihren Abkömmlingen wird. Wir ziehen daher aus den mitgeteilten Experimenten die für die tierische Formbildung sehr wichtige Schlußfolgerung: bei vielen, selbst höchstentwickelten Tieren (Vertebraten) besitzen, wie sicher festgestellt ist, die ersten aus dem Ei durch Teilung entstandenen Zellen nicht nur die Fähigkeit sich zu einem Teil des Embryos umzuwandeln, wie es bei dem normalen Verlauf der Entwicklung geschieht, sondern jede trägt gleichzeitig auch noch die Anlage zum Ganzen in sich. Die ersten Teilungen der Eizelle können daher nur erbgleiche sein. Eine Zerlegung der Anlage in verschiedenartige Gruppen von Einzelanlagen oder eine erbungleiche Teilung findet

nicht statt. Was aus einer Embryonalzelle wird, ob sie sich nur zu einem Teil eines Embryos oder für sich allein zu einem ganzen Embryo oder zu einem Stück einer Mehrfachbildung entwickelt, hängt lediglich von gewissen äußeren Bedingungen ab, nämlich lediglich davon, ob sich eine Embryonalzelle unter dem Einfluß von anderen Embryonalzellen befindet, mit denen sie zu einem zusammengesetzten Ganzen vereint ist, oder ob sich die Embryonalzellen, vom Ganzen abgelöst, für sich allein entwickeln.

2. Die Mosaikeier.

Weniger klare Ergebnisse als die zuerst besprochene liefert uns eine zweite Gruppe von Objekten, welche gewöhnlich als die Mosaikeier bezeichnet werden. Sie schließen in ihrem Protoplasma verschiedenartiges Deutoplasma ein und lassen ungleiche Bezirke von homogenem, feinkörnigem und grobkörnigem, von pigmentiertem und unpigmentiertem Dotter unterscheiden, und wenn sie auch nicht immer sehr groß und dotterreich sind, so zeichnen sie sich doch durch eine eigenartige und der Regulation nicht leicht zugängliche Eistruktur aus. Infolgedessen zeigt auch der Furchungsprozeß bei ihnen ein eigenartiges Gepräge mit verschieden großen, typisch gelagerten und aufeinander folgenden Embryonalzellen; er liefert mit einem Wort ein oft sehr charakteristisches, der speziellen Tierart eigenes Furchungsmosaik. Bei den zu dieser Gruppe gehörigen Tieren werden die ersten Stufen der Entwicklung in unverhältnismäßig kurzer Zeit durchlaufen, so daß die Larven oft wenige Stunden nach der Befruchtung schon die Eihüllen verlassen (Trochophora, Pilidium). Auch wenn sie beim Ausschlüpfen erst aus einer kleineren Zahl von Zellen bestehen, sind diese doch schon in verschiedener Weise differenziert. Daher bieten die Mosaikeier für die Forscher, welche den Stammbaum der Zellen bis zur Ausbildung besonderer Organe durch kontinuierliche Beobachtung während des Lebens zu verfolgen bemüht sind, besonders dankbare Objekte. Bei ihnen ist es gelungen, einen kontinuierlichen Zusammenhang zwischen bestimmten Embryonalzellen der ersten Furchungsstadien und den sich absondernden Organen auf späterer Stufe der Entwicklung nachzuweisen. Besonders typische Vertreter dieser Gruppe sind die Ctenophoren, einige Würmer, Mollusken, Ascidien. Wenn einzelne Embryonalzellen durch entsprechende Eingriffe wie bei den Regulationseiern, aus der Entwicklung ausgeschaltet werden, so entstehen aus den überlebenden Teilstücken an Stelle kleinerer Ganzbildungen nur Larven mit bestimmten Defekten. Dadurch werden die Ergebnisse zur Beantwortung der theoretischen Fragen nicht so klar und eindeutig, wie bei den Experimenten, welche an den Regulationseiern ausgeführt wurden.

Als Beispiele mögen zwei Experimentaluntersuchungen dienen, von denen eine am Ctenophorenei, die andere am Molluskenei ausgeführt wurde. Das dotterreiche Ctenophorenei besteht aus einer inneren, sehr leichten, grobvakuoligen Dottermasse mit einem protoplasmatischen Überzug. Es macht eine Mosaikfurchung durch, bei welcher auf dem vierten Teilstadium (Fig. 49) acht sehr

große und acht sehr kleine, regelmäßig gruppierte Zellen, die Makromeren und die Mikromeren, entstanden sind. Es ist möglich eine Trennung der Teilstücke so vorzunehmen, daß sie noch von einer gemeinsamen Dotterhaut umschlossen bleiben. Der Experimentator erhält dadurch den Vorteil, daß er die aus einem Ei abstammenden Larven miteinander vergleichen kann. So sind in Figur 50 durch Zerlegung eines schon ziemlich weit abgefurchten Eies, bei welchem die Makromeren schon von den Mikromeren umwachsen waren, vier Stücke erhalten worden, die sich zu vier flimmernden Larven entwickelt haben. Aber diese sind nicht verkleinerte Normallarven. Denn für die Ctenophoren sind acht Rippen von Flimmerplättchen typisch. Von den vier Larven unserer Figur hat aber eine drei, zwei haben zwei und die vierte und abnormste hat nur eine Rippe entwickelt. Erst alle aus einem Ei gezüchteten Larven ergänzen sich, indem sie acht Rippen von Flimmerplättchen besitzen. Dagegen hat jede von ihnen ein eigenes Darmrohr und repräsentiert ein lebensfähiges Individuum, das von einer normalen Ctenophorenlarve nur durch Defekte an einem für die Lebenserhaltung untergeordneten Organsysten abweicht.



Fig. 49 *A* und *B*. Ctenophorenei, das in 16 Zellen geteilt ist: in 8 Makkomeren und in 8 Mikromeren. *A* vom animalen Pol, *B* von der Seite gesehen. Nach ZIEGLER.

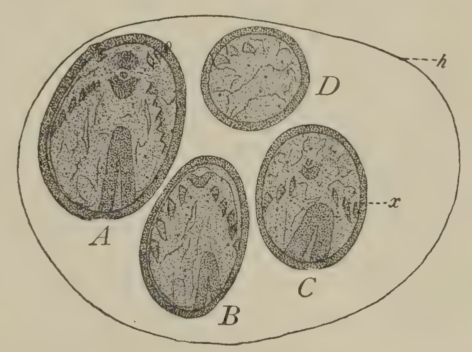


Fig. 50. Vier Larven *A, B, C, D*, welche aus einem Ei von Beroë ovata durch Zerlegung desselben in vier Stücke gezüchtet sind. Nach FISCHEL. *h* Eihülle, *x* Flimmerplättchen.

Zugunsten der Theorie der organbildenden Stoffe sind namentlich Experimente verwertet worden, zu welchen die Eier von Mollusken, wie z. B. von Dentalium, gedient haben. Schon vor der Teilung läßt das Ei von Dentalium (Fig. 51, *A*) drei Zonen unterscheiden, eine obere und eine untere helle Scheibe, die durch einen breiten, pigmentierten Ring voneinander geschieden werden. Bei Beginn der Teilung nimmt das Ei die bekannte Kleeblattform an, indem die untere helle Scheibe sich vorwölbt und durch eine tiefe Furche sich vom übrigen Inhalt als Pollappen absetzt. Dieser wird bei der ersten Teilung (Fig. 51, *B*) nur e i n e r der beiden Tochterzellen zugeteilt, an welcher er sich alsdann wieder als helle Scheibe ähnlich wie auf dem Ausgangsstadium ausbreitet (Fig. 51, *C*). Ein entsprechender Vorgang, Bildung eines besonderen Pollappens an der Tochterzelle, welche die Substanz für ihn erhalten hatte, wiederholt sich noch zweimal bei der zweiten und dritten Teilung. Erst auf dem vierten Stadium wird er als Zelle für sich, als sogenannter Somatoblast, abgetrennt.

Man kann nun in verschiedenster Weise operative Eingriffe an den kleinen Eiern vornehmen. Man kann mit einem feinen Messerchen den Pollappen während einer der Teilungen abschneiden. Dann entwickelt sich das Ei zwar

weiter und wandelt sich auch zur Gastrula um; die aus den Hüllen ausschlüpfende Larve zeigt aber Defekte; für die Molluskenentwicklung charakteristische Organe, wie die posttrochale Region und das Apikalorgan fehlen. Wenn man ferner während der ersten und der zweiten Teilung die Embryonalzellen voneinander trennt und isoliert weiter züchtet, so entwickeln alle, welche den Pollappen als Anhängsel besitzen, normale oder fast normale Zwerglarven von

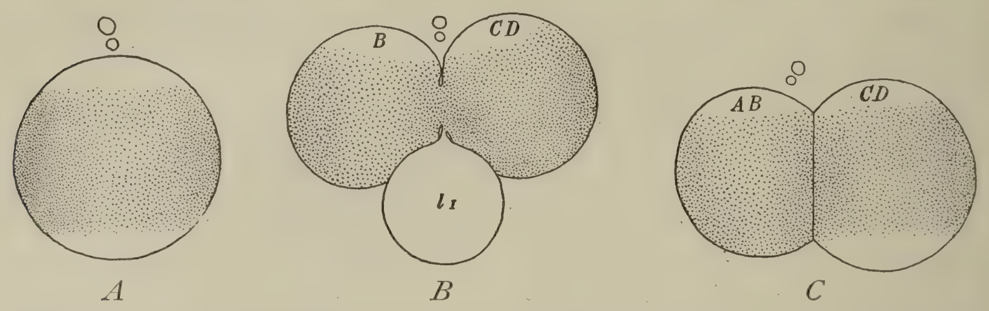


Fig. 51 *A—C*. Die ersten Entwicklungsstadien des Eies von Dentalium. Nach WILSON. *A* Ei eine Stunde nach der Befruchtung mit zwei Polzellen und dem oberen und unteren hellen scheibenförmigen Hof in seitlicher Ansicht. *B* Ei während der ersten Teilung in die Zellen *AB* und *CD* und auf dem Stadium der Kleeblattfigur. Der Pollappen *l1* bleibt bei der Durchschnürung mit der Zelle *CD* verbunden. *C* Beendete Zweiteilung. Die Substanz des Pollappens hat sich wieder als helle Scheibe auf der unteren Fläche der Zelle *CD* ausgebreitet.

halber oder viertel Größe, die anderen Embryonalzellen aber werden nur verkümmerte Larven, denen die posttrochale Region und das Apikalorgan fehlen. Anhänger der organbildenden Substanzen oder der Mosaiktheorie haben daraus geschlossen, daß die Potenz oder das Material zur Bildung der fehlenden Organe in dem Pollappen enthalten ist; sie erblicken die Aufgabe des Furchungsprozesses darin, die im Ei regional verteilten formativen Stoffe voneinander zu sondern und auf die einzelnen Embryonalzellen zu verteilen, welche hierdurch für bestimmte Aufgaben in der weiteren Entwicklung determiniert werden. Nach ihrer Vorstellung gestaltet sich bei diesen Eiern der Anfang der Entwicklung zu einer Mosaikarbeit.

In der Deutung des verschiedenen Ausfalls der Ergebnisse, zu welchen die experimentelle Untersuchung der „Regulationseier" und der „Mosaikeier" geführt hat, weichen zurzeit die einzelnen Forscher noch weit auseinander, doch besteht für mich kein Zweifel, daß die noch im Gang befindliche literarische Fehde schließlich zugunsten der früher (Seite 108—126) besprochenen „Idioplasmakerntheorie" und der „Biogenesis" (Seite 164) ausfallen wird.

Noch manche andere Wege sind der experimentellen Forschung bei dem Studium der ersten Entwicklungsprozesse im Tierreich eröffnet worden, doch müssen die auf den vorausgehenden Seiten mitgeteilten Experimente, wie ich glaube, wohl als die wichtigsten und als die erfolgreichsten bezeichnet werden. Ihre Besprechung in der „Kultur der Gegenwart" schien mir daher dringend geboten und geeignet zu sein, auch das Interesse weiterer Kreise für die Aufgaben der experimentellen Biologie zu erwecken.

Literaturangaben und Anmerkungen.

1. (zu Seite 95): Der Leser, der genauere Auskunft über die im vorliegenden Kapitel abgehandelten Gegenstände wünscht, sei noch auf folgende Lehrbücher verwiesen:

1. OSCAR HERTWIG, Allgemeine Biologie. 4. Aufl. 1912.
2. Derselbe, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 9. Aufl. 1910.
3. KORSCHELT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. 1902.
4. EDM. WILSON, The cell in development and inheritance. 2. Aufl. 1900.

2. (zu Seite 100): Der Befruchtungsprozeß im Tierreich wurde zum erstenmal im Jahre 1875 durch OSCAR HERTWIG entdeckt und beschrieben in seiner Schrift: Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morphol. Jahrb. Bd. I 1875. Bd. III 1877. Bd. IV 1878. Im Anschluß an diese Entdeckung wurde bald darauf auch der Befruchtungsvorgang bei phanerogamen Pflanzen durch Strasburger aufgeklärt: Über Befruchtung und Zellteilung. Jena 1878. Ein weiterer, wichtiger Fortschritt in der Erkenntnis des Befruchtungsprozesses wurde 1883 durch die ausgezeichnete Untersuchung ED. von BENEDENS herbeigeführt: Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire.

3. (zu Seite 109): Den Begriff der Artzelle habe ich in meiner allgemeinen Biologie, 4. Aufl. S. 454, 710—715, eingeführt und näher begründet.

4. (zu Seite 109): G. MENDEL, Versuche über Pflanzenhybriden. Zwei Abhandl. 1865 u. 1869. Abgedruckt in Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften. Nr. 121. 1901.

5. (zu Seite 110): C. v. NÄGELI, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig. 1884.

6. (zu Seite 111): ED. v. BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. 1883. TH. BOVERI, Zellstudien: Jena 1887, 1888.

7. (zu Seite 116): Daß Ei- und Samenbildung parallele Vorgänge zeigen, die sich Punkt für Punkt entsprechen, wurde 1890 von OSCAR HERTWIG nachgewiesen in der Schrift: Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890.)

8. (zu Seite 121): In kurzer Zeit ist über die Mendelschen Regeln eine große Literatur entstanden, aus welcher besonders folgende Schriften namhaft gemacht seien:

1. BATESON, Mendel's principles of heredity. Cambridge 1909.
2. E. BAUR, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 1911.
3. V. HAECKER, Allgemeine Vererbungslehre. 1911.
4. GOLDSCHMIDT: Einführung in die Vererbungswissenschaft. 1911.

9. (zu Seite 123): Das Studium der Wirkungen, welche Radiumstrahlung auf biologische Prozesse ausübt, gehört ganz der neuesten Zeit an. Eine kurze Darstellung der bisher gewonnenen Ergebnisse findet sich in dem soeben erschienenen Handbuch der Radiumbiologie und Therapie 1913 in Kapitel XI. OSCAR HERTWIG, Radiumeinwirkung auf das lebende Gewebe und auf embryonale Entwicklungsprozesse. Seite 163—184.

10. (zu Seite 150): W. HIS. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Briefe an einen befreundeten Naturforscher. Leipzig 1874.

11. (zu Seite 154): C. E. v. BAER. De ovi mammalium et hominis genesi epistola. Lipsiae 1827.

12. (zu Seite 164): Außer den unter Nr. 1 schon aufgeführten Lehrbüchern seien noch genannt: OSCAR HERTWIG. Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Jena 1909. H. DRIESCH. Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894. C. RABL. Über organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung. Leipzig 1906. AUG. WEISMANN. Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1912. W. ROUX. Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. Ferner sind folgende Lehrbücher der experimentellen Entwicklungslehre noch anzuführen:

MORGAN, TH. H. The developement of the frog's egg. An introduction to experimental embryology. 1897.

MAAS, O. Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte. 1903.

MORGAN, TH. H. Experimentelle Zoologie. Deutsche Übersetzung von RHUMBLER. 1909.

JENKINSON. Experimental embryology. Oxford 1909.

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE UND MORPHOLOGIE DER WIRBELLOSEN.

Von

Karl Heider.

I. EINLEITUNG.

Vor die Aufgabe gestellt, eine tierische Form wissenschaftlich zu beschreiben, werden wir folgende Punkte zu beachten haben:

Tektonik der Tiere.

1. Die Achsen- und Symmetrieverhältnisse oder das rein Promorphologische, um mit Haeckel zu sprechen. Wir werden zu erörtern haben, ob das betreffende Wesen radiär oder bilateralsymmetrisch gebaut ist und welche Hauptrichtungen durch besondere Organbildungen im Körper gekennzeichnet sind. Es wird sich hieran die Behandlung der Frage schließen, ob die Wiederholung gleichartiger Organe nur im Umkreise der Hauptachse, also nach Antimeren, oder auch in regelmäßiger Aufeinanderfolge nach der Länge der Hauptachse, das heißt nach Metameren, stattfindet.

2. Den Schichtenbau des Körpers. Im allgemeinen kann man aussprechen, daß die Haut die äußere Körperschicht, die Darmwand die innerste Körperschicht der Tiere darstellt, zwischen welchen sich je nach Organisationshöhe der betreffenden Form noch mannigfaltige Zwischenschichten einschieben.

3. Den Bau und die Anordnung der einzelnen Organe. Erst nach Feststellung der Achsenverhältnisse und des Schichtenbaues werden wir auf die mit ihrer Funktion so innig verknüpfte Gestalt der einzelnen Organe resp. Organsysteme einzugehen haben. Wir werden hierbei vor allem das relative Lageverhältnis der Organe zueinander im Auge behalten müssen.

4. Den histologischen Aufbau der Organe. Wir werden den einzelnen Geweben, der Zusammensetzung der Organe aus Zellen und dem spezifischen Charakter der Zellen und der Zellprodukte unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden haben. Auch in dieser Beziehung scheiden sich die großen Stämme des Tierreichs vielfach in ungemein charakteristischer Weise. Es sei daran erinnert, daß Knorpel- und Knochengewebe fast ausschließlich im Kreise der Vertebraten zur Entwicklung kommt, daß nur bei diesen geschichtete Epithelien zu finden sind, daß in jenen Gruppen, in denen stärkere Cuticularisierung der Körperoberflächen eintritt, die Fähigkeit Wimperepithelien zu entwickeln völlig abhanden kommt, wie bei den Nematoden und Arthropoden, daß Nesselzellen zu den charakteristischen Eigentümlichkeiten einer Gruppe der Coelenteraten gehören, während den Spongien Kragenzellen zukommen und Ähnliches.

Gleichsam als hätte die Natur uns selbst auf die im vorstehenden gekennzeichnete Reihenfolge in der Erkenntnis des morphologischen Aufbaues der

tierischen Form verweisen wollen, so ergibt sich in der Entwicklung der einzelnen Lebensformen aus dem befruchteten Ei eine mit der vorstehenden Aufstellung übereinstimmende Folge fortschreitender Differenzierung. Schon Karl Ernst von Baer unterschied in der embryonalen Entwicklung der Tiere vier Abschnitte:

Entwicklungsperioden.

1. Die Periode der Furchung. Sie kann als jene Zeitperiode in der Entwicklung betrachtet werden, in welcher uns von Differenzierungen eigentlich nichts als die primären Achsen- und Symmetrieverhältnisse der betreffenden Lebensform entgegentreten. Schon das befruchtete Ei (Fig. 1) ist stets ein axial gebauter Organismus und die primäre Eiachse (*a*—*v*) erhält sich in allen folgenden Entwicklungsstufen, wenngleich vielfach später in ihren Beziehungen zu den einzelnen Organen sich verändernd. Wenn durch aufeinanderfolgende Zellteilungen (Furchung des Eies) ein anfangs mehr homogenes Material an einzelnen Bausteinen oder Lebenselementen geschaffen wird (Fig. 2), so zeigt letzteres die vom Ei überkommene axiale Anordnung, während frühzeitig die Ausbildung von Nebenachsen, das Auftreten bilateral-symmetrischer Blastomerenanordnung usw. einsetzt.

2. Die Periode der Keimblätterbildung. Sie ist der Anlage des primären Schichtenbaues der betreffenden Lebensform gewidmet. Ist in der Periode der Furchung — wie erwähnt — nur ein mehr gleichartiges, bloß nach Achsen- und Symmetrieverhältnissen geordnetes Zellmaterial gegeben, so kommen jetzt differente Körperschichten: die Keimblätter des Embryos in Erscheinung. Da von der unendlichen Mannigfaltigkeit einzelner Organbildungen noch nichts vorhanden ist, so tritt uns in dieser Periode der Schichtenbau des betreffenden Wesens in vereinfachter übersichtlicher Form entgegen — Grund genug für die Tatsache, daß die Aufklärung der Vorgänge der Keimblätterbildung ein Lieblingsthema für die Untersuchungen der Embryologen gebildet hat.

3. Die Periode der Organentwicklung. In dieser werden aus den nun angelegten Körperschichten die einzelnen Organe hervorgebildet. Ein fortschreitender Umwandlungs- und Differenzierungsprozeß, von einfachsten Anlagen bis zu immer komplizierteren Bildungen führend, bringt schließlich die definitive Form der einzelnen Organe hervor.

4. Die Periode der histologischen Differenzierung. Verhältnismäßig spät, erst dann, wenn die Organe des Embryos sich anschicken, zur selbständigen Ausübung ihrer Funktion überzugehen, treten jene mannigfaltigen Umwandlungen an ihren Zellen ein, welche zu diesen Funktionen in Beziehung stehen. Nun erst werden Interzellularsubstanzen gebildet, Wimpern entwickelt, Muskel- und Nervenfibrillen treten in Erscheinung, die Drüsenzellen zeigen Spuren ihres charakteristischen Inhaltes usw. Demgegenüber weisen die Zellen der Entwicklungsstufen der früheren Perioden, wie man sich auszudrücken pflegt, embryonalen Charakter auf. Es sind mehr gleichartige, der Differenzierung entbehrende Elemente.

A. Achsen- und Symmetrieverhältnisse.

Nicht im Sinne geometrisch streng festgelegter Linien oder kristallographischer Achsen, sondern mehr zur Kennzeichnung bestimmter den Körper durchsetzender Richtungen sprechen wir bei der Beschreibung der uns hier interessierenden Lebensformen von Körperachsen. So z. B. wenn wir im Körper des Menschen eine vom Scheitel zum Fußpunkt ziehende Hauptachse von einer die rechte und linke Körperhälfte verbindenden Dextrosinistralachse und einer vom Rücken zur Bauchseite ziehenden Dorsoventralachse scheiden. Wir würden besser von dextrosinistraler resp. von dorsoventraler Richtung sprechen. Immerhin hat die Annahme bestimmter Achsen, die ja in manchen Fällen schärfer als in dem herangezogenen Beispiele ausgeprägt erscheinen, sich in der Beschreibung der Tiere eingebürgert und mag sonach auch hier festgehalten werden. Wir unterscheiden *isopole* und *heteropole* Körperachsen. Von isopolen Achsen sprechen wir dann, wenn die betreffende Körperrichtung zwei Organbildungen gleichartiger Natur miteinander verbindet, wie z. B. im Körper des Menschen die beiden Schultergelenke und die beiden Hüftgelenke durch eine in dextrosinistraler Richtung verlaufende Linie verbunden gedacht werden können. Als heteropole Achsen werden solche bezeichnet, deren Enden durch differente Organbildungen eingenommen erscheinen. So ist die dorsoventrale Richtung im Körper des Menschen und der Bilaterien eine heteropole, da sie Organe der Rücken- mit den davon verschiedenen Organen der Bauchseite verbindet. Die Haupt- oder Körperlängsachse der Tiere ist stets eine heteropole, da sie Regionen differenter Art, z. B. die Schnauzenspitze mit der Schwanzspitze verbindet. Es tritt im Tierreiche im allgemeinen die Tendenz zutage, mit fortschreitender Differenzierung an Stelle von isopolen heteropole Körperachsen zur Ausbildung zu bringen.

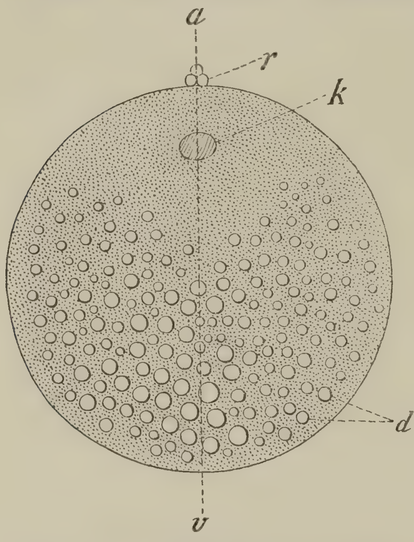


Fig. 1. Befruchtete Eizelle im Durchschnitt (Schema). *a—v* primäre Eiachse, *a* animaler Pol, *v* vegetativer Pol, *r* Richtungskörperchen, *k* erster Furchungskern, *d* Nahrungsdotterkügelchen.

Wir unterscheiden bei den Tieren folgende durch ihre Achsen- und Symmetrieverhältnisse gekennzeichnete Haupttypen der Gestaltung:

1. Der monaxone Typus, welcher durch das Vorhandensein einer einzigen, heteropol differenzierten Achse, der primären Längsachse, gekennzeichnet ist. Schon das befruchtete Ei (Fig. 1) ist in den meisten Fällen ein monaxones Gebilde. Die Hauptachse (*a—v*), hier als primäre Eiachse bezeichnet, reicht vom animalen zum vegetativen Pole. Der animale Pol (*a*) ist durch die Lage der Richtungskörperchen (*r*), durch die genäherte Lage des Zellkerns (ersten Furchungskernes *k*) und durch dichtere Ansammlung plastischer proto-

plasmatischer Substanzen (Bildungsdotter) gekennzeichnet, während die dem vegetativen Pole (*v*) genäherte Eihälfte durch reichlicheres Vorhandensein von Nahrungsdotter (*d*) auffällt. Wenn dann in der Periode der Furchung (Fig. 2 A) durch fortgesetzte Zellteilungen der Eiinhalt in eine größere Zahl von Furchungskugeln (Blastomeren) zerfällt, erhält sich der gekennzeichnete axiale Bau. Sowohl an den Furchungsstadien, als auch an dem darauf folgenden Stadium der einschichtigen Keimblase (Blastulastadium Fig. 2 B) kennzeichnet sich der animale Pol als jene Stelle des Keimes, an welcher die Zellen die geringste Größe aufweisen, während die Zellen des vegetativen Poles durch beträchtlichere Größenentwicklung und körnchenreicheren Inhalt auffallen.

Fig. 2. *A* Späteres Furchungsstadium, *B* Blastulastadium im Durchschnitt (Schema). *a—v* primäre Eiachse, *a* animaler Pol, durch die Richtungskörperchen gekennzeichnet, *v* vegetativer Pol, *f* Furchungshöhle (Blastocoel), auch als primäre Leibeshöhle bezeichnet.

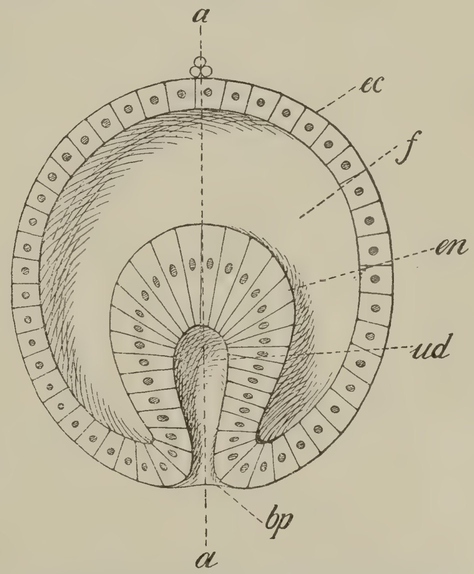


Fig. 3. Einstülpungs-Gastrula im Durchschnitt (Schema). Man vergleiche das vorhergehende Stadium Fig. 2 *B*. Durch Einstülpung der Zellen der vegetativen Hälfte ist der Urdarm (*ud*) entwickelt worden. *a—a* primäre Eiachse, *ec* Ectoderm oder äußeres Keimblatt, *en* Entoderm oder inneres Keimblatt, *f* primäre Leibeshöhle, aus der Furchungshöhle hervorgegangen, *ud* Urdarmhöhle, *bp* Urmund oder Blastoporus.

Wenn sodann die Periode der Keimblätterbildung einsetzt, indem die Zellen des vegetativen Poles durch einen Einstülpungsvorgang in das Innere verlagert werden (Fig. 3), wodurch das erste primäre Organ des Keimes, der Urdarm (*ud*), zur Entwicklung gelangt (Gastrulastadium), so bleibt auch hier noch vielfach der ursprüngliche monaxone Bau des Keimes erhalten. Die primäre Körperachse (*a—a*) zieht in diesem Falle vom Scheitel der Gastrula zu dem gegenüberliegenden Urmund (Blastoporus *bp*).

2. Der radiär-symmetrische Typus geht aus dem monaxonen Bau dadurch hervor, daß im Umkreise der Hauptachse bestimmte unter sich gleichartige Organe in mehrfacher Zahl zur Entwicklung kommen. Sie kennzeichnen uns dann die sogenannten Nebenachsen. Wir sprechen in diesem Falle von so vielen Radien, als derartige ausgezeichnete Organe zu beobachten sind. So würde in dem Falle des von uns gewählten Beispieles (Stauridium cladonema [Fig. 4], ein Hydroidpolyp) durch das Auftreten von vier Tentakeln eine vier-

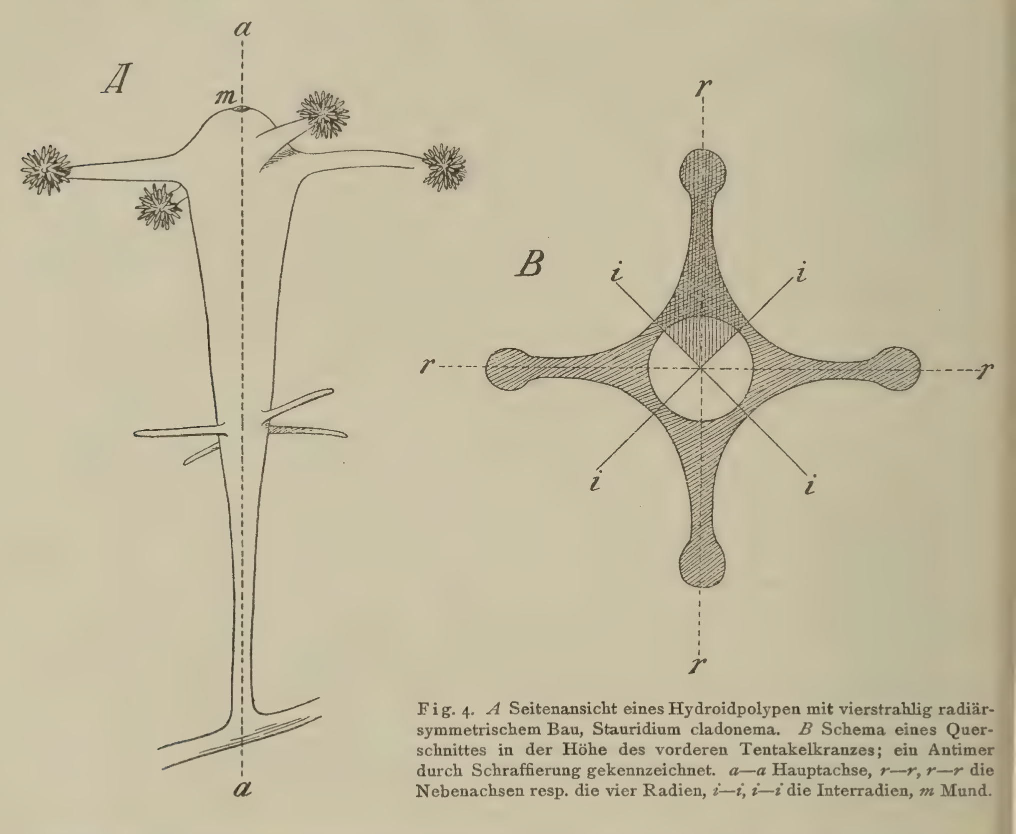


Fig. 4. *A* Seitenansicht eines Hydroidpolypen mit vierstrahlig radiärsymmetrischem Bau, Stauridium cladonema. *B* Schema eines Querschnittes in der Höhe des vorderen Tentakelkranzes; ein Antimer durch Schraffierung gekennzeichnet. *a—a* Hauptachse, *r—r*, *r—r* die Nebenachsen resp. die vier Radien, *i—i*, *i—i* die Interradien, *m* Mund.

strahlige Radiärsymmetrie begründet sein. Wir können dies Wesen durch zwei den Radien entsprechende Schnittebenen (*r—r* in Fig. 4 B) in vier gleiche Viertel zerlegen. Aber auch durch zwei, gegen die genannten um 45^0 verschobene interradial gelagerte Ebenen (*i—i*) wird eine solche Teilung in vier gleiche Viertel bewerkstelligt werden können. Derartige Teilstücke bezeichnen wir sodann als Gegenstücke oder Antimeren.

3. Der disymmetrische Typus findet sich selten z. B. in der merkwürdigen Gruppe der Rippenquallen oder Ctenophoren (Fig. 5). Er kann gewissermaßen als Vorstufe des Bilateraltypus betrachtet werden und läßt sich von dem vierstrahligen Radiärtypus ableiten unter der Annahme, daß von den vier Radien je zwei (*b*, *b* und *c*, *c* in Fig. 5 B) unter sich gleich, aber von den benachbarten different entwickelt wurden. Wir haben sonach hier zwei isopole differente Nebenachsen.

4. Der Bilateraltypus, welcher dem Bau der meisten Tiere, an denen wir ein Vorn und Hinten, ein Rechts und Links, eine Rücken- und eine Bauchseite unterscheiden können, zugrunde liegt. Der Bau einer Eidechse kann uns hier als Typus dienen. Die heteropole Körperlängsachse oder Hauptachse verbindet die Schnauzenspitze mit der Schwanzspitze. Von den beiden in jedem beliebigen Querschnitte zu konstruierenden Nebenachsen ist die vom Rücken zum Bauch ziehende heteropol, während die von rechts nach links laufende isopol ist. Ein anderes Beispiel bilateralsymmetrischen Körperbaues stellt ein vielen Wurm- und Molluskenformen zukommendes Jugendstadium, die sog. *Trochophora* (Fig. 6) dar. Der birnförmige Körperumriß erinnert an die Ctenophoren (Fig. 5 A). Wie dort so ist auch hier der eine Pol der Hauptachse (*a*—*a'*) durch ein eigenartiges Sinnesorgan (die sog. Scheitelplatte *sp*) eingenommen, während wir am Gegenpol den After (*an*) vorfinden. Zwei Wimperkränze (*pt* und *mt*) umziehen den Äquator des Körpers. Die Bauchseite (*v*) ist durch die Lage der Mundöffnung (*m*) und durch eine vom postoralen Wimperreifen gegen den After sich erstreckende Wimperfurche (*nt*) markiert.

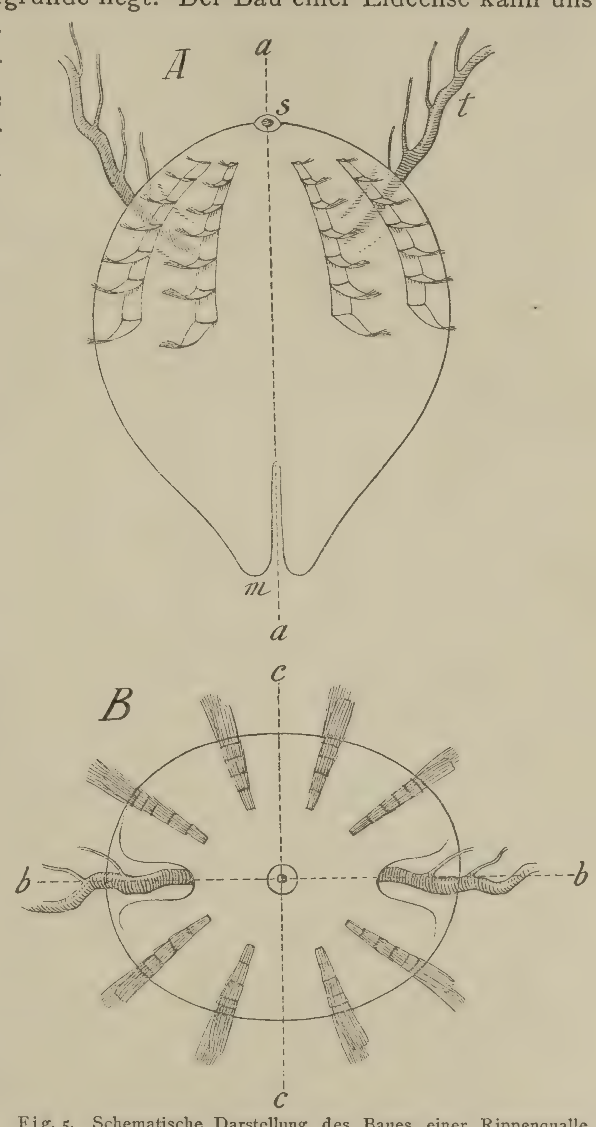


Fig. 5. Schematische Darstellung des Baues einer Rippenqualle zur Verdeutlichung des disymmetrischen Typus. *A* Seitenansicht, *B* Ansicht vom Scheitelpole. *a*—*a* Hauptachse, *b*—*b*, *c*—*c* Nebenachsen, *m* Mund, *s* Sinneskörper, *t* Fangfäden oder Tentakel.

Das Hauptkennzeichen dieses Bauplanes ist darin gegeben, daß der Körper durch eine einzige Ebene (Fig. 6 C, *d*—*v*), welche durch die Lage der Hauptachse und der Dorsoventralachse bestimmt ist, in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt werden kann. Darin ist es auch begründet, daß an jedem Querschnitte gleichartige Organbildungen nur in der Zweizahl auftreten können.

5. Der asymmetrische Typus. Er geht aus dem Bilateraltypus dadurch hervor, daß die rechte und linke Körperhälfte sich in differenter Weise

entwickeln. Derartige Fälle von asymmetrischer Körperentwicklung sind besonders im Kreise der Mollusken (bei den Schnecken) verbreitet. In diesem Falle sind dann drei aufeinander senkrecht stehende, heteropol entwickelte Körperachsen oder Richtungen zur Ausbildung gekommen.

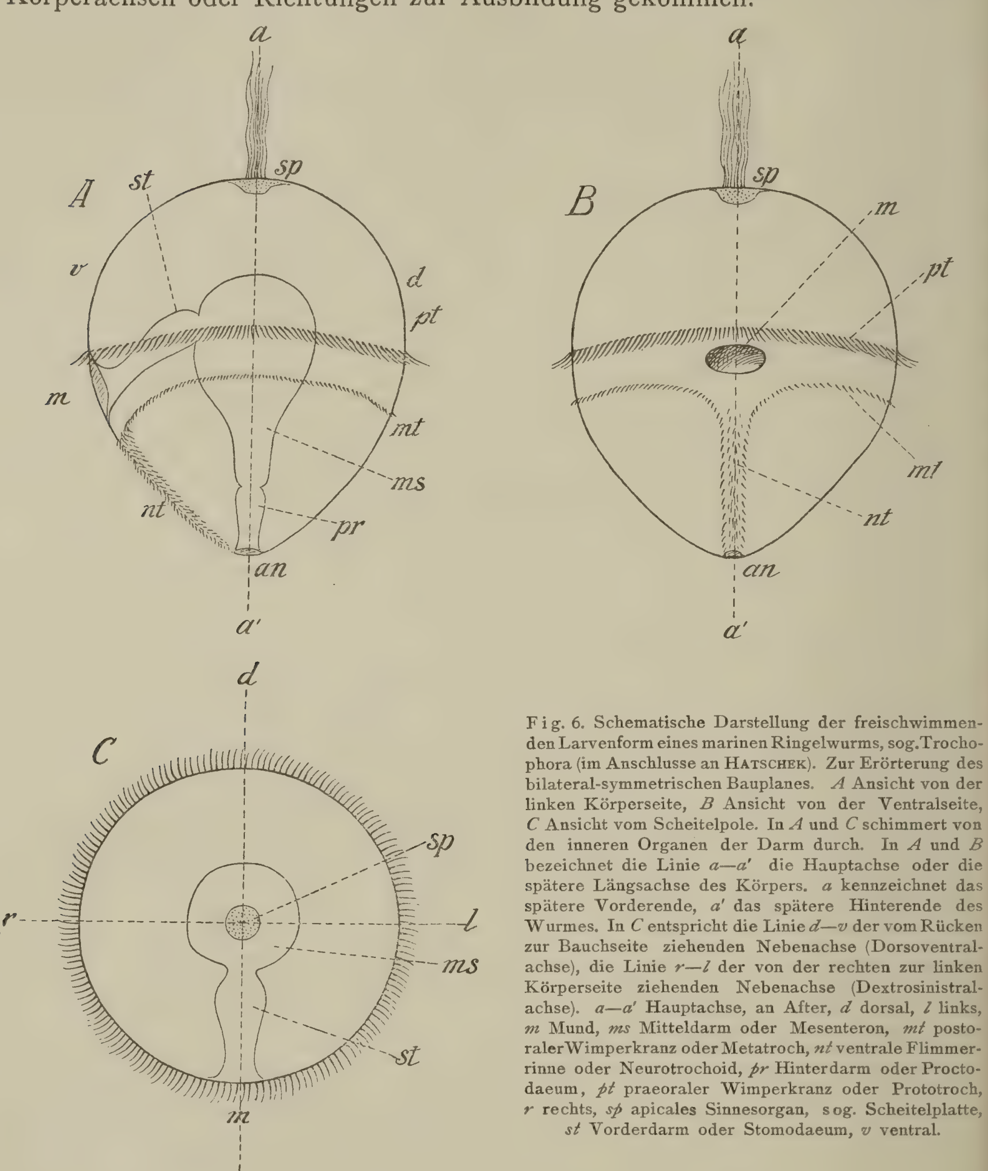


Fig. 6. Schematische Darstellung der freischwimmenden Larvenform eines marinen Ringelwurms, sog. Trochophora (im Anschlusse an HATSCHEK). Zur Erörterung des bilateral-symmetrischen Bauplanes. *A* Ansicht von der linken Körperseite, *B* Ansicht von der Ventralseite, *C* Ansicht vom Scheitelpole. In *A* und *C* schimmert von den inneren Organen der Darm durch. In *A* und *B* bezeichnet die Linie *a—a'* die Hauptachse oder die spätere Längsachse des Körpers. *a* kennzeichnet das spätere Vorderende, *a'* das spätere Hinterende des Wurmes. In *C* entspricht die Linie *d—v* der vom Rücken zur Bauchseite ziehenden Nebenachse (Dorsoventralachse), die Linie *r—l* der von der rechten zur linken Körperseite ziehenden Nebenachse (Dextrosinistralachse). *a—a'* Hauptachse, an After, *d* dorsal, *l* links, *m* Mund, *ms* Mitteldarm oder Mesenteron, *mt* postoraler Wimperkranz oder Metatroch, *nt* ventrale Flimmerrinne oder Neurotrochoid, *pr* Hinterdarm oder Proctodaeum, *pt* praeoraler Wimperkranz oder Prototroch, *r* rechts, *sp* apicales Sinnesorgan, sog. Scheitelplatte, *st* Vorderdarm oder Stomodaeum, *v* ventral.

B. Antimeren und Metameren.

Schnittebenen, welche durch den Körper eines Tieres derartig gelegt werden, daß die Längsachse in sie fällt und daß der Körper durch dieselben in gleiche oder spiegelbildlich gleiche Teile zerlegt wird, teilen den Körper in Gegenstücke oder Antimeren. Wir haben schon oben (S. 180) davon gesprochen. Bei bilateral-symmetrischen Tieren sind nur zwei spiegelbildlich

gleiche Antimeren vorhanden: die rechte und linke Körperhälfte. Die Ebene (Fig. 6C, *d*—*v*), welche hier die beiden Antimeren voneinander trennt, wird als Medianebene bezeichnet. Sie ist für die Auffassung des Körperbaues der Bilaterien von besonderer Wichtigkeit. In sie müssen alle jene Organe fallen, welche nur in der Einzahl vorhanden sind, z. B. bei Vertebratenembryonen: der Darm, die Chorda und das Medullarrohr. Dagegen müssen bei streng durchgeführter bilateraler Symmetrie alle Organe, welche nicht in die Medianebene fallen, doppelt vorhanden sein.

Der Körper eines radiärsymmetrischen Tieres zerfällt durch Teilung in der Richtung der Interradien (*i*, *i* in Fig. 4B) in so viele Antimeren als Radien zu unterscheiden sind, und zwar sind die Antimeren in diesem Falle gleich und kongruent. Dagegen kann hier jedes einzelne Antimer durch eine radiär geführte Schnittebene in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften geteilt werden.

Die Antimeren bezeichnen uns also jene seitlichen Körperabschnitte, welche durch gleichartige Organbildungen gekennzeichnet sind. Dagegen finden wir bei vielen Tieren eine Wiederholung gleichartiger Organbildungen in hintereinander gelegenen Körperabschnitten (Fig. 7), und diese werden dann als Folgestücke oder Metameren bezeichnet. So zeigt uns z. B. ein Tausendfuß zahlreiche hintereinander folgende Beinpaare. In den meisten Fällen sind die einzelnen Metameren durch Ringfurchen voneinander getrennt. Wir sprechen daher von metamerer Segmentierung und bezeichnen die hintereinander folgenden, durch gleichartige Organentwicklung gekennzeichneten Körperabschnitte als Segmente. So beruht z. B. jene Ringelung, welche der Körper des Regenwurmes und vieler anderer Tiere auf den ersten Blick erkennen läßt, auf metamerer Segmentierung.

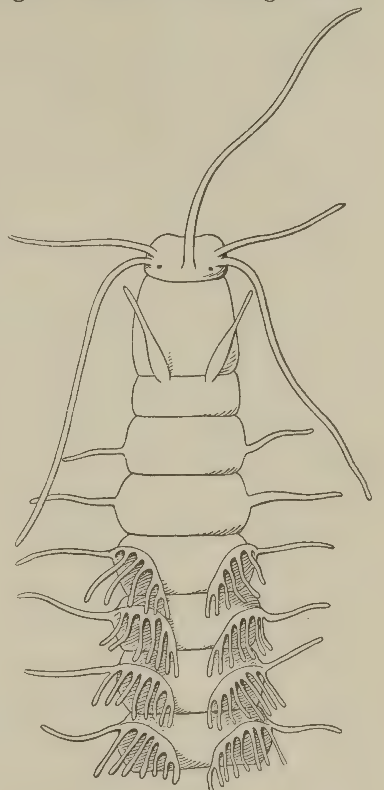


Fig. 7. Vorderes Körperende eines marinen Ringelwurms, Eunice limosa (nach Ehlers) als Beispiel für metamere Segmentierung des Körpers. Der Rumpfabschnitt des Tieres zerfällt in hintereinander folgende Ringel oder Segmente, welche gleichartig oder ähnlich gebaut sind.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, daß metamere Entwicklung des Körpers zuerst in den Bildungen des mittleren Keimblattes (des Mesoderms) zum Ausdruck kommt. Da das mittlere Keimblatt innige Beziehungen zur Entwicklung der Geschlechtsorgane der Bilaterien erkennen läßt, so wäre man wohl versucht, in einer regelmäßigen Aufeinanderfolge multipel ausgebildeter Geschlechtsdrüsen (Gonaden) den ersten Urquell für die Entstehung metamerer Segmentierung zu erblicken. Besonders sind es die Verhältnisse bei den metamer gegliederten Bandwürmern, welche nach dieser Richtung suggestiv wirken.

Sind alle Körpersegmente eines metamer gegliederten Tieres unter sich gleich oder doch nahezu gleich, so sprechen wir von homonomer Segmentierung. Aber das in der Natur so unendlich wirksame Gesetz fortschreitender Differenzierung führt in vielen Fällen dazu, daß gewisse Segmentgruppen zu höheren Einheiten zusammengefaßt und von den übrigen Regionen des Körpers different werden. Wir sprechen im Falle derartiger Regionenbildung an metamer gegliederten Tieren von heteronomer Segmentierung. So besteht der Körper eines Insekts aus drei Abschnitten: Kopf, Brust und Hinterleib, von denen jeder aus einer bestimmten Zahl von Körpersegmenten zusammengesetzt ist. Die einzelnen Segmente dieser drei Regionen, durch die Beschaffenheit ihrer Anhänge sowie durch sonstige Merkmale des Baues deutlich voneinander verschieden, erscheinen bei ihrem ersten Auftreten im Insektenembryo viel gleichartiger entwickelt.

C. Protozoen und Metazoen.

Die erste oberste Einteilung des Tierreiches führt zur Scheidung zweier großer Stämme, die wir mit Haeckel als *Protozoen* und *Metazoen* bezeichnen. Wir rechnen zu den Protozoen alle jene niedersten, meist einzelligen Organismen, welche sich nach der Art ihrer Ernährung und Fortbewegung als nähere Verwandte der tierischen Reihe kennzeichnen. Freilich sind hier die Grenzen gegenüber niedersten pflanzlichen Formen vielfach kaum zu finden. Den Protozoen werden als Metazoen alle jene Tiere gegenübergestellt, deren Körper aus zahlreichen Zellen zusammengesetzt, eine Individualität höherer Ordnung, eine aus einer Zellkolonie hervorgegangene Lebenseinheit darstellt. Indem diese den Körper der Metazoen zusammensetzenden Einzelelemente sich verschiedenen Aufgaben widmen, kommt es zur Sonderung differenter Gewebe, daher man die Metazoen auch als ,,Gewebetiere" bezeichnet hat. Es gehört zu den Eigentümlichkeiten der Metazoen, daß die ersten zur Anlage kommenden Gewebsformen des Körpers schichtweise entwickelt werden. Diese Schichten werden als ,,Keimblätter" bezeichnet, wonach für die Metazoen auch der Ausdruck ,,Keimblattiere" geprägt wurde. Wir können sagen, daß der Aufbau aller Metazoen sich in letzter Linie auf das Gastrulastadium (Fig. 3, S. 179) zurückführen läßt.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, die Kluft zwischen Protozoen und Metazoen zu überbrücken. Man hat gewisse, einfach organisierte Lebensformen in eine zwischen diesen stehende, vermittelnde Gruppe der Mesozoen vereinigt. Es handelt sich hier um Wesen etwas zweifelhafter Art. Während es in gewissen Fällen parasitäre Formen sind und der Gedanke naheliegt, daß ihre Organisation infolge des Schmarotzertums eine sekundäre Vereinfachung erfahren hat, möchten wir es in anderen Fällen nur mit Jugendzuständen zu tun haben, deren Entwicklungzyklus bisher ungenügend erkannt ist. Im allgemeinen weist uns die Ontogenie der Metazoen den Weg, auf dem die Kluft zwischen Protozoen und Metazoen zu überbrücken ist. Sie lehrt uns, wie der Metazoenorganismus, von einem einzelligen Ausgangspunkte (der Eizelle) ausgehend, durch mannigfaltige mit Zellteilungen verbundene Umwandlungen zu immer komplizierteren Organisationsstufen emporsteigt.

D. Übersicht des zoologischen Systems.

Zur Orientierung der Leser und um für das Folgende ein übersichtliches Schema des Aufbaues des Tierreiches nach seinen über- und untergeordneten Gruppen vorauszuschicken, bringen wir hier eine Zusammenstellung des in diesen Blättern zur Anwendung kommenden Systems. Es handelt sich uns hierbei mehr um eine Gruppierung zum Zwecke, dem Leser das Verständnis zu erleichtern, als um eine Aufstellung von streng wissenschaftlichem Charakter. Daher haben auch einzelne Gruppen, wie die nur als populärer Sammelbegriff zu betrachtende der „Würmer oder Vermes" hier Aufnahme gefunden.

Regnum animale. Tierreich.

Subregnum Unterreich	Divisio Abteilung	Subdivisio Unterabteilung	Typus Tierkreis
I. Protozoa Urtiere			I. Protozoa
II. Metazoa Keimblattiere	*A. Coelenterata Pflanzentiere*		II. Spongiaria Schwammtiere
			III. Cnidaria Nesseltiere
			IV. Ctenophora Rippenquallen
	B. Bilateria	a) Protostomia	V. Vermes Würmer. Hierher die Scolecida und Annelida
			VI. Arthropoda Gliederfüßler. Hierher die Crustacea, Arachnomorpha und Antennata
			VII. Mollusca Weichtiere
			VIII. Tentaculata Kranzfühler. Hierher die Bryozoen und Brachiopoden
		b) Deuterostomia	IX. Chaetognatha Borstenkiefer. Hierher Sagitta
			X. Enteropneusta Schlundatmer
			XI. Echinodermata Stachelhäuter
			XII. Chordonia Chordatiere. Hierher die Tunicata (Manteltiere), Acrania (Kopflose) und die Vertebrata (Wirbeltiere)

Es ist hier nur die Gliederung der Gruppen des Tierreiches bis herab zu den Typen (Tierkreisen) gegeben worden. Wie sich die Typen weiter in Klassen und Ordnungen auflösen, soll gelegentlich an verschiedenen Stellen des Textes angedeutet werden. Im übrigen sei auf die Aufstellung von C. Grobben in Claus-Grobben, Lehrbuch der Zoologie, 2. Auflage, Marburg 1909, S. 21, verwiesen, der wir hier im wesentlichen nachgefolgt sind.

Wir haben im vorhergehenden als Beispiele einige Grundformen morphologischer Gestaltung herangezogen, die uns weiterhin noch mehrfach beschäftigen werden. Es sind dies die Formen der *Gastrula* (Fig. 3), der *Ctenophore* (Fig. 5) und der *Trochophora* (Fig. 6). Wir werden sehen, daß viele Formen der tierischen Organisation sich in letzter Linie auf diese Urtypen zurückführen lassen.

II. COELENTERATA. PFLANZENTIERE.

Die niedersten Formen der *Metazoen* stehen ihrem Baue nach dem oben gekennzeichneten Gastrulastadium noch ziemlich nahe und lassen sich unschwer auf diese Grundform zurückführen. Immerhin begegnen wir schon hier einer verwirrenden Mannigfaltigkeit von Gestalten. Es handelt sich zum Teil um massige am Grunde des Meeres festgewachsene Gebilde, wie bei den Schwämmen, zum Teil um blumenähnliche Wesen, wie bei den Seeanemonen, um baumförmig verästelte Formen, anscheinend mit Blütenköpfchen, wie sie uns in der Gruppe der Korallen entgegentreten, oder um jene wundervollen Glasglocken des Meeres, die man als Quallen bezeichnet. So abweichend von allen anderen tierischen Gebilden erschienen den ersten Untersuchern diese merkwürdigen Wesen, daß sie sie als Zoophyten dem Pflanzenreiche zu nähern suchten. Linné, im Ausdrucke stets geistreich und von treffender Kürze, nennt sie: „Plantae vegetantes, floribus animatis.“ Bei näherer Betrachtung erweisen sie sich als echte Tiere, Darmwesen, welche ihre Beute mit Fangfäden erhaschen, mit dem Munde verschlingen und in ihrem Magen verdauen. Einigen dieser Formen kommen komplizierte Sinnesapparate und ein wohlentwickeltes Nervensystem zu.

Es wird sich für uns darum handeln, die ganze Mannigfaltigkeit jener Formen, die wir als *Coelenteraten* zusammenfassen, in Gruppen zu ordnen, für jeden einzelnen dieser so gewonnenen Typen das Grundschema des Baues zu erläutern und auf Grund ihrer Entwicklungsweise die Zurückführung auf die einfache Form des Gastrulastadiums zu versuchen.

Halten wir zunächst drei Grundtypen der Coelenteraten auseinander: 1. den Schwammtypus (Typus der Spongien oder Poriferen), 2. den Nesseltiertypus (Typus der Cnidarien) und 3. den Kammquallentypus (Typus der Ctenophoren). Erst wenn wir uns mit diesen drei Typen vertraut gemacht haben, werden wir uns in die Lage versetzt sehen, das ihnen Gemeinsame ins Auge zu fassen.

A. Spongien oder Poriferen, Schwämme.

Die Schwämme sind vorwiegend Bewohner des Meeresgrundes. Eine einheitliche Grundform ist an ihnen kaum festzustellen. Als klumpige, massige, unregelmäßige Gebilde erscheinen sie auf Steinen festgewachsen, manche nehmen verästelte Gestalt an, andere überziehen die Felsen des Meeresgrundes als unregelmäßig geformte Krusten. Von Bewegung ist an ihnen kaum etwas zu bemerken. Doch finden wir ihre Oberfläche von feinen Lücken (Poren) durchsetzt, welche sich manchmal, dank der Wirksamkeit kontraktiler Zellen, öffnen und schließen. Eine Strömung des Wassers, durch Geißelzellen des inneren Kanalsystems verursacht, fließt durch diese Poren (Fig. 8 *po*) ein und verläßt den Schwamm durch eine größere After- oder Kloakenöffnung (Fig. 8 *os*), die man unpassenderweise als Osculum bezeichnet. Mit dieser Wasserströmung werden kleinste Nahrungspartikelchen herbeigeführt. Der Schwamm erscheint als eine Einrichtung zur Filtration des Seewassers.

Um den Grundbauplan dieser lethargischen Wesen zu erkennen, müssen wir uns an die kleineren und gracilen Formen halten, die wir in der Gruppe der Kalkschwämme vorfinden. Es sind dies Formen, die sich ein Skelett aus zierlichen Kalknadeln bauen, ein Lieblingsobjekt morphologischer Forschung seit den Zeiten, da die jugendfrische Begeisterung Haeckels sich ihrem Studium zuwandte. Bau der Spongien.

Ein Entwicklungsstadium aus dem Kreise dieser Formen, ein Miniaturschwämmchen einfachster Art, wird als *Olynthus* bezeichnet (Fig. 8). Es stellt sich uns als ein zylinderförmig gestaltetes oder mörserförmiges (schlauchartiges) Hohlwesen dar. Die Hauptachse des Körpers ist leicht festzustellen. Mit dem einen Pole derselben ist das Tier an einer festen Unterlage angewachsen, während wir an dem gegenüberliegenden Pole eine größere Öffnung, das schon erwähnte Osculum, die Ausströmungs- oder Afteröffnung (Fig. 8 *os*) erkennen. Das Innere nimmt ein einheitlicher Hohlraum, die Magen- oder Gastralhöhle, ein, welcher, durch zahlreiche in der Leibeswandung befindliche Poren (*po*) gewissermaßen sekundär entstandene vervielfältigte Mundöffnungen darstellend, Detritus-erfülltes Wasser des Meeres zugeführt wird. Die äußere Oberfläche des Körpers ist von einem zarten Plattenepithel (Fig. 9 *ep*, Fig. 10 *ek*) bedeckt, die Innenwand der Gastralhöhle dagegen erscheint mit einem hohen Zylinderepithel (*en*) bekleidet, welches wir nach dem eigentümlichen Charakter seiner Zellen als Kragengeißelzellen-Epithel bezeichnen. Diese Kragenzellenschicht enthält die eigentlichen fressenden und verdauenden Elemente des ganzen Wesens. Die Verdauung vollzieht sich nämlich hier nicht im Inneren des Gastralraumes unter dem Einflusse fermentierender Sekrete. Es ist noch die ursprüngliche, von den Protozoen überkommene Form der intrazellulären Verdauung vorhanden.

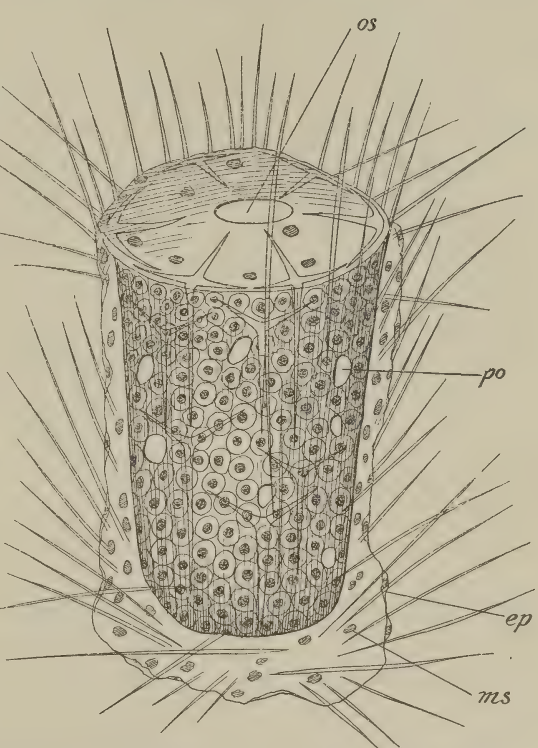


Fig. 8. Olynthus-Stadium von Sycon raphanus. Nach F. E. SCHULZE. *ep* oberflächliches Plattenepithel, *ms* Mesenchymzellen, *po* Wandporen, *os* Osculum.

Die Kragenzellen (Fig. 9 *en*, Fig. 10 *en*) haben im allgemeinen zylindrische Gestalt. Uns interessiert an ihnen vor allem ihr freies, gegen den Gastralraum gerichtetes Ende. Wir finden hier die bewegliche Geißel, durch deren Schwingungen Nahrungspartikelchen herbeigestrudelt werden, und ferner einen die Stelle des Geißelursprungs umziehenden feinen Plasmasaum, den sog. Kragen,

welcher, manschettenförmig gestaltet, vielleicht einen Fangtrichter für die Aufnahme feinster Nahrungspartikelchen darstellt. Erst im Zellplasma vollzieht sich der Akt der Verdauung, deren Produkte sodann an die übrigen Zellen des Körpers weitergegeben werden.

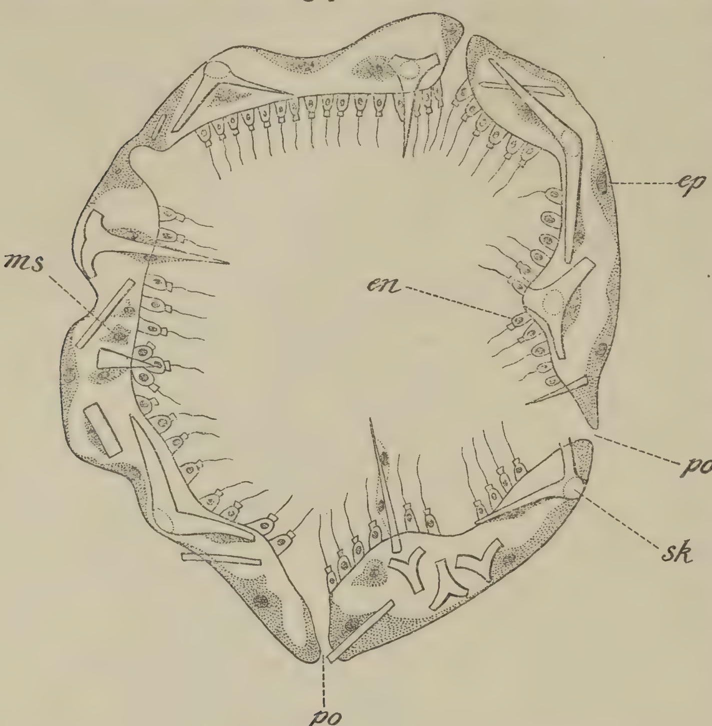


Fig. 9. Querschnitt durch ein olynthus-ähnliches Entwicklungsstadium eines Kalkschwammes. Nach O. Maas. *en* innere Kragenzellenschicht, *ep* oberflächliches Plattenepithel, *ms* Mesenchymzellen, *po* zuführende Wandporen, *sk* Kalknadeln.

Zwischen diesen beiden Epithelschichten, der zarten äußeren und der Kragenzellenschicht, findet sich eine dritte Körperschicht eingeschoben, welche dem Schwämmchen Substanz und Festigkeit verleiht. Es handelt sich um ein mesenchymatisches Gewebe (Fig. 9 *ms*, Fig. 10 *m*), ein Bindegewebe von gallertartiger oder knorpeliger Konsistenz, welches sternförmig verästelte Bindegewebszellen in einer festen Grundmasse, der Interzellularsubstanz, zerstreut erkennen läßt. Allerdings finden sich zwischen diesen Zellen verschiedene andere, besonderen Charakters. Manche geben als Kalkbildner (Calycoblasten) den zierlich gestalteten Kalknadeln den Ursprung, andere werden zu jugendlichen Eizellen (Fig. 10 *o*) oder, wenn ein männliches Schwämmchen vorliegt, zu Samenmutterzellen. Doch tritt die Entwicklung reifer Geschlechtszellen — welche hier, noch nicht zu Gonaden vereinigt, sich

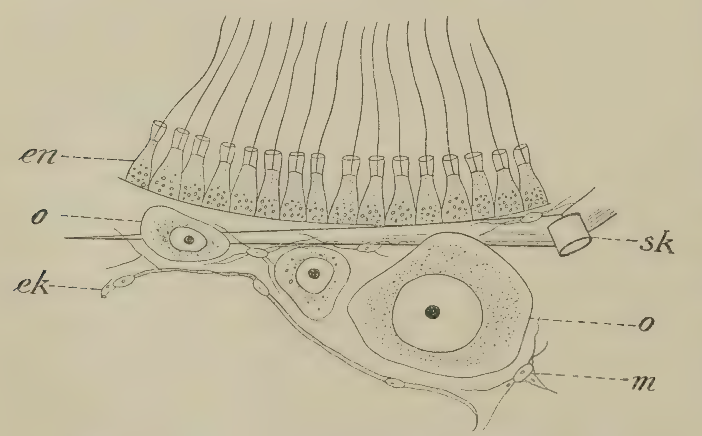


Fig. 10. Körperschichten einer Spongie (Sycon raphanus). Nach F. E. Schulze aus Hatscheks Lehrbuch. *ek* äußeres Plattenepithel, *en* Schicht der Kragengeißelzellen, *m* Mesenchymzellen der mittleren Körperschicht, *o* junge Eizellen, *sk* Teil einer dreistrahligen Kalknadel.

im Mesenchym zerstreut vorfinden — meist erst später ein. Was wir als *Olynthus* bezeichnen, ist vielfach nur ein vorübergehendes Entwicklungsstadium der Kalkschwämme, die erst in späteren Entwicklungsstufen geschlechtsreif werden.

Der Vergleich der *Olynthus*form mit der Entwicklungsstufe der Gastrula (Fig. 3) scheint für den ersten Blick keine großen Schwierigkeiten darzubieten. Wir setzen voraus, daß die Hauptachse des Olynthus der Primärachse der Gastrula gleichzusetzen ist. Ferner dürfen wir, so scheint es, den inneren Hohlraum des Olynthus unbedenklich dem Gastralraum oder der Urdarmhöhle der Gastrula vergleichen. In diesem Falle wird man das Kragenepithel als innere Körperschicht dem Entoderm der Gastrula homologisieren können. Der Unterschied, der darin gegeben ist, daß die Leibeswand der Gastrula aus zwei Zellschichten, die des Olynthus aber aus drei Schichten (äußeres Plattenepithel, Mesenchym und Kragenzellenschicht) besteht, fällt nicht allzusehr ins Gewicht; denn die Entwicklungsgeschichte lehrt, daß die beiden äußeren Zellenschichten (Plattenepithel und Mesenchym) eigentlich nur als differente Erscheinungsformen einer einzigen Körperschicht, des ursprünglichen Ektoderms, zu betrachten sind. Dann besteht aber die Leibeswand des Olynthus wie die der Gastrula nur aus zwei Körperschichten, die wir hier wie dort als Ektoderm und Entoderm zu bezeichnen berechtigt sind.

Die Poren in der Leibeswand des Olynthus sind sekundär entstandene Durchbrechungen. Ebenso ist das Osculum eine Neubildung, welche im Gastrulastadium noch nicht vorhanden ist. Der Blastoporus oder Urmund des Gastrulastadiums hat sich — wie das so vielfach vorkommt — verschlossen. Er lag an jenem Ende der Hauptachse, welche jetzt dem Olynthus als Festsetzungspunkt dient.

Die hier — etwas dogmatisch — vorgetragene Zurückführung des Olynthus auf die Ausgangsform der Gastrula wird durch die Entwicklungsgeschichte bis zu einem gewissen Grade bestätigt.

Entwicklung der Spongien.

Werfen wir zu diesem Zweck einen Blick auf die ersten Entwicklungszustände der Kalkschwämme, indem wir uns an *Sycandra raphanus* halten, dessen Embryologie, hauptsächlich durch F. E. Schulze aufgeklärt, als Schulbeispiel der Spongienentwicklung betrachtet werden kann. Die ersten Vorgänge der Embryonalentwicklung werden — wie erwähnt — im mütterlichen Körper durchlaufen. Die Vorgänge der Eifurchung (Fig. 11) sind ziemlich reguläre. Jedenfalls ist die Furchung eine totale und anfangs auch nahezu äquale. Die befruchtete Eizelle teilt sich in 2, dann in 4, später in 8 usw. Zellen. Im achtzelligen Stadium (Fig. 11 C) hat der Embryo vorübergehend eine flache Kuchenform; doch entwickelt sich in späteren Stadien eine kugelförmig gestaltete Blastula, an der bereits frühzeitig einzelne größere, körnchenreiche Zellen ins Auge fallen (Fig. 11 E). Diese körnchenreichen Zellen, welche sich bald an Zahl vermehren (Fig. 11 F) und den einen Pol des kugeligen Embryos einnehmen, erinnern in auffallender Weise an die dotterhaltigen Makromeren, an jene größeren Furchungskugeln, welche bei den Vorgängen totaler inäqualer Furchung den vegetativen Pol des Embryos einnehmen. Wir würden sonach geneigt

sein, aus ihnen das spätere Entoderm des Olynthus hervorgehen zu lassen. Indessen ergibt die Verfolgung der weiteren Entwicklungsvorgänge, daß ihr späteres Schicksal dieser Vermutung nicht entspricht. Zwar werden sie zunächst, was wieder zu obiger Annahme zu stimmen scheint, ins Innere des Embryos eingestülpt (Fig. 12), und es entwickelt sich eine zweischichtige Form, welche einer wahren Gastrula nicht unähnlich ist. Aber dieses erste Einstülpungsstadium, das man seit langem als Pseudogastrula bezeichnet und das dem Ausschwärmen der jungen Larven vorhergeht, ist vorübergehender Natur. Möglicherweise handelt es sich hier nur um einen passageren Anpassungstypus an den Mechanismus des Ausschwärmens. Die Einstülpung wird wieder rückgängig gemacht, und die jungen Larven schlüpfen in einem Zustande aus, den man als ein einigermaßen modifiziertes Blastulastadium, als Amphiblastula, zu betrachten berechtigt ist. Der Embryo gewinnt nun in einem Teile seiner Oberfläche bewegliche Geißeln, er durchbricht die Körperwand der Mutter, gerät in deren Gastralraum und durch das Osculum nach außen.

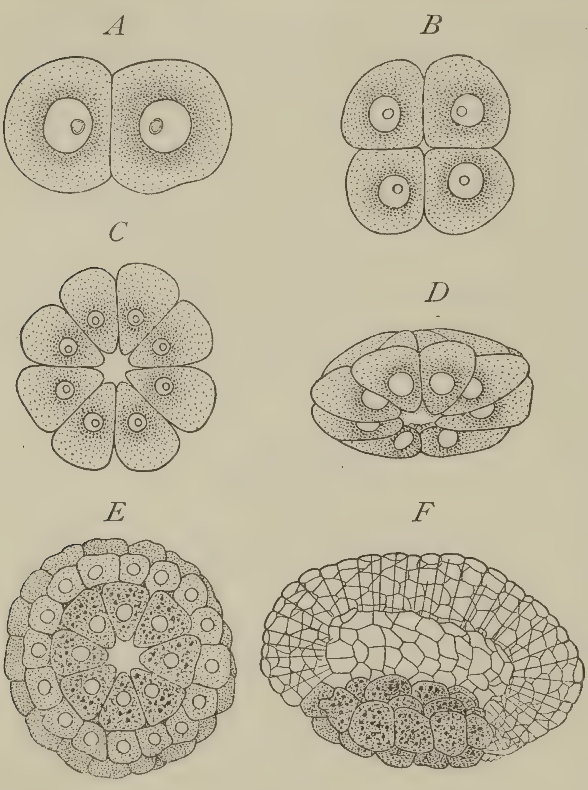


Fig. 11. Furchung von Sycon raphanus. Nach F. E. SCHULZE. *A* zweizelliges Stadium, *B* vierzelliges Stadium (Polansicht), *C* achtzelliges Stadium (Polansicht), *D* sechzehnzelliges Stadium (Seitenansicht), *E* späteres Furchungsstadium (Ansicht vom animalen Pole), *F* Blastulastadium (Seitenansicht).

Diese freibeweglichen, mittelst ihrer Geißelanhänge umherschwimmenden Amphiblastulae (Fig. 13A) zeigen im Inneren eine wenig umfangreiche Furchungshöhle (Blastocoel). Die Leibeswand besteht aus einer einheitlichen Zellschicht, an der wir nach dem Charakter der sie zusammensetzenden Zellen zwei Abschnitte unterscheiden. Der beim Schwimmen nach vorn gerichtete Körperabschnitt besteht nun aus hohen, prismatischen, mit Geißeln versehenen Zellen, welche in ihrem Aussehen den echten Kragenzellen immer ähnlicher werden. In der Tat geht aus dieser Körperhälfte die spätere Kragenzellenschicht, das Entoderm des Olynthus, hervor. Der hintere Körperabschnitt besteht aus den großen körnchenreichen Zellen. Sie liefern das spätere ektodermale Plattenepithel und das Mesenchym des Olynthus.

Das Umherschwärmen der jungen Larven dauert nicht lange. Sie suchen einen Fixpunkt, an den sie sich anheften können, und zwar heften sie sich mit

dem beim Schwimmen nach vorn gerichteten Pole an. In dem Momente, in welchem sie sich festsetzen, ändern sie ihre Gestalt. Die aus prismatischen Geißelzellen bestehende Körperhälfte flacht sich ab und senkt sich allmählich ins Innere des Körpers ein. Die Larve gewinnt so zunächst mützenförmige Gestalt. Da aber der Einstülpungsvorgang, durch welchen die Geißelzellen ins Innere gelangen, immer weiter fortschreitet, so wird schließlich eine zentrale, Metamorphose der Spongien.

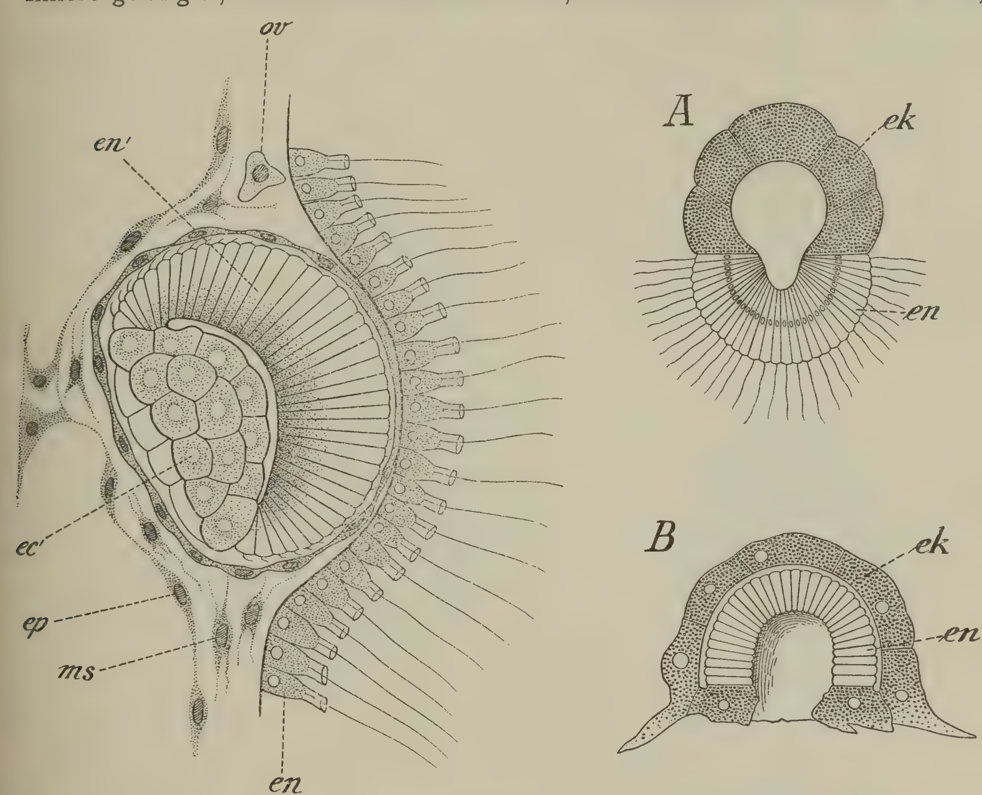


Fig. 12. Pseudogastrula von Sycon raphanus im Gewebe des mütterlichen Körpers. Nach F. E. Schulze. *ep* oberflächliches Plattenepithel, *en* Kragenzellenschicht des mütterlichen Körpers, *ms* Mesenchymzellen, *ov* junge Eizelle, *ec′* Ektodermschicht, *en′* Entodermschicht des Embryos.

Fig. 13. *A* Amphiblastula, *B* Gastrulastadium von Sycon raphanus. Nach F. E. Schulze aus Hatscheks Lehrbuch. Beide Stadien im Medianschnitt.

durch Einstülpung entstandene Höhle (die Gastralhöhle) gebildet, welche durch die Einstülpungsöffnung (den Urmund oder Blastoporus) mit dem umgebenden Medium kommuniziert. Inzwischen hat sich die Schicht der großen körnchenreichen Zellen an der Oberfläche des nun halbkugeligen Stadiums (Fig. 13B) ausgebreitet. Sie sondern sich bald in oberflächliche Plattenepithelzellen und tieferliegende Mesenchymzellen, in welchen frühzeitig Kalknadeln zur Ausbildung kommen. Dieses Stadium repräsentiert nach unserer Auffassung das echte Gastrulastadium der Kalkschwämme. Es setzt sich derart fest, daß es mit dem Urmund an der Unterlage haftet.

Die weiteren Umbildungen, welche zum Olynthus hinüberleiten, sind leicht zu verstehen. Es schließt sich zunächst der Urmund, der Körper streckt

sich mörserförmig in der Richtung der Hauptachse. Es kommt an dem dem Anheftungspunkte gegenüberliegenden Pole das Osculum zum Durchbruch, während die zuführenden Poren als Durchbrechungen der Wand erscheinen.

Zusammenfassend können wir sagen: der Olynthus entwickelt sich aus einer Gastrula, welche sich mit dem Urmundpole festgeheftet hat. Das Osculum ist eine Neubildung, welche der Lage nach dem animalen Pole der Hauptachse entspricht.

Bau der ausgebildeten Spongien.

Nur kurz sei hier angedeutet, wie sich der Bau der höher entwickelten

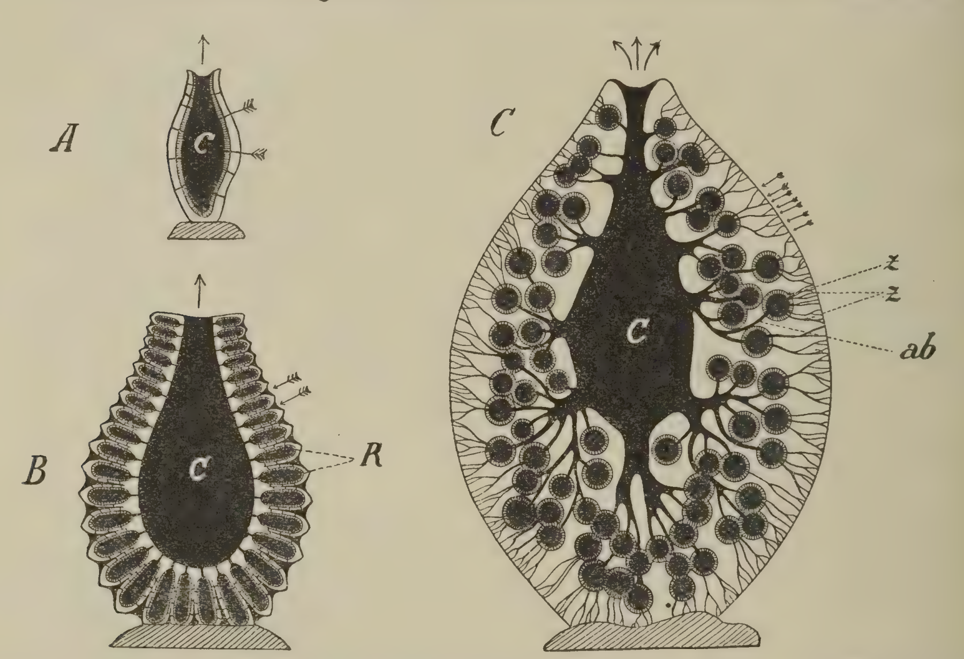


Fig. 14. Schematische Durchschnitte durch drei Typen der Kalkschwämme. Nach Haeckel aus Hatscheks Lehrbuch. Die gestrichelte Schicht deutet das Kragenepithel an. Das innere Hohlraumsystem ist schwarz gehalten, die Pfeile zeigen die Richtung des Wasserstromes an. *A* Ascontypus (Olynthus). Der innere Hohlraum ganz von Geißelzellen ausgekleidet. *B* Sycontypus. Die Geißelzellen haben sich auf die Radiärtuben *R* zurückgezogen. *C* Leucontypus. Geißelzellen finden sich nur in den Wimperkammern, *ab* abführende, z z zuführende Kanäle.

Spongien von olynthus-ähnlichen Ausgangsformen herleiten läßt. Es handelt sich eigentlich um eine fortgesetzte Faltenbildung der Körperwand, welche gleichzeitig an Dicke immer mehr zunimmt. In einer Gruppe der Kalkschwämme, welche man als *Syconen* bezeichnet, bildet die Auskleidung der Gastralhöhle zipfelartig nach außen vordringende Ausbuchtungen (*R* in Fig. 14B), welche nun die Funktion der Nahrungsaufnahme übernehmen. Sie sind mit Kragenzellen ausgekleidet, während der zentrale Sammelraum nun mit einem Plattenepithel austapeziert ist. Diesen Ausbuchtungen der Gastralhöhle (den sog. Radiärtuben) entsprechen äußere Einbuchtungen der oberflächlichen Körperschicht, welche wir als zuführende Kanäle bezeichnen. Das Nahrungswasser strömt bei diesen Formen zunächst in die zuführenden Kanäle, gelangt durch die Poren der Körperwand in die Radiärtuben, von hier in den zentralen Hohlraum und durch das Osculum wieder nach außen.

Die meisten Schwämme weisen einen noch komplizierteren Bau auf. So erscheint z. B. in der Gruppe der *Leuconen* (Fig. 14C) die Körperwand beträchtlich verdickt. Die Funktion der Nahrungsaufnahme wurde in kleine kugelförmige Hohlräume konzentriert, während ein kompliziertes System zuführender und abführender Kanäle die Wege andeutet, auf denen das Wasser dem zentralen, durch das Osculum geöffneten Sammelraume zugeführt wird. Mag der Schwamm später unregelmäßige Formen welcher Art immer annehmen, mag der zentrale Sammelraum durch ein System irregulärer Lacunen ersetzt sein — das alles sind Abänderungen des Bauplanes, welche sich ohne Schwierigkeit von dem hier entwickelten Grundschema herleiten lassen. Weitaus die meisten Schwämme weisen ihrem Baue nach einen mehr oder weniger abgeänderten Leucontypus auf.

Im wesentlichen hat sich der eigentliche Schichtenbau des Olynthus nicht geändert. Es ist nur durch Einbuchtungen der äußeren Körperoberfläche und durch Ausbuchtungen des inneren Hohlraumes ein komplizierteres Kanalsystem zur Entwicklung gekommen.

B. Cnidarien, Nesseltiere.

Die Nesseltiere verdanken ihren Namen dem Besitz jener mikroskopischen Giftapparate, welche sich in ihrem Ektoderm vorfinden und welche bisweilen selbst auf der menschlichen Haut die Empfindung des Brennens verursachen. Der feinere Bau dieser komplizierten Gebilde, welche in besonderen Nesselzellen erzeugt werden, soll uns hier nicht beschäftigen.

Auf zwei verschiedene Formen oder Grundgestalten läßt sich die unendliche Mannigfaltigkeit der Cnidarien zurückführen: Polyp und Meduse. Die erstere, festsitzend, mehr vegetativen Charakters wird als die ursprünglichere Form betrachtet, während wir in den Medusen oder Quallen höher organisierte, zu freiem Umherschwimmen befähigte und demgemäß auch mit Sinnesapparaten und Nervensystem in hervorragendem Maße ausgerüstete abgeleitete Formen erblicken. Die Meduse ist ein von der Unterlage losgelöster, freischwimmender Polyp.

Bau der Hydroidpolypen.

Sowohl Polypen als Medusen treten uns in verschiedenen Typen entgegen. Wir wählen als Ausgangspunkt unserer Betrachtungen ein möglichst einfaches Paradigma, wie es uns in dem seit Trembleys berühmten Untersuchungen so vielfach studierten Süßwasserpolypen *Hydra* (Fig. 15 und Fig. 16) entgegentritt. Der Körper dieses zierlichen, wenige Millimeter messenden, an Wurzeln von Lemnaceen und an anderen Wasserpflanzen festsitzenden Tierchens ist gestreckt schlauchförmig. Den Spongien gegenüber fällt uns seine beträchtliche Beweglichkeit auf. Das Tierchen kann sich strecken und zusammenziehen, sich krümmen, ja es kann auch den Festsetzungspunkt verlassen und wandern, was freilich nicht allzuoft vorkommt. Dem Baue nach kann Hydra als eine wenig modifizierte Gastrula betrachtet werden. Die Körperlängsachse fällt mit der Hauptachse der Gastrula zusammen. Der Anheftungspol entspricht hier — entgegen dem, was wir für die Spongien feststellten — dem apikalen

oder animalen Pole des Gastrulastadiums. Der Mund der Hydra, der sich an dem freien, dem Anheftungspole gegenüberliegenden Körperende vorfindet, entspricht der Lage nach dem Urmunde der Gastrula; wenngleich er — wie wir sehen werden — nicht direkt aus diesem hervorgeht, sondern nach vorübergehendem Verschluß des Blastoporus durch einen an derselben Stelle sich ausbildenden Durchbruch neu entsteht. Das Innere des schlauchförmigen Körpers ist von einem einzigen Hohlraum, der Magen- oder Gastralhöhle, eingenommen. In diesem wird die aufgenommene Nahrung hier schon zum Teil durch Ein-

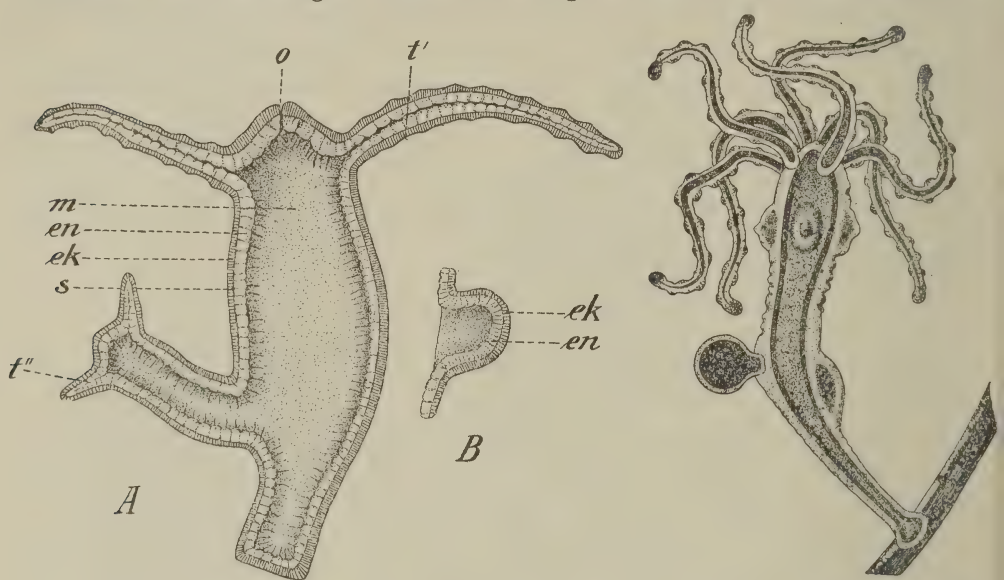


Fig. 15. *A* Hydra grisea in Knospung auf dem optischen Längsschnitt, *B* erste Anlage einer Knospe. Nach R. HERTWIG. *en* Entoderm, *ek* Ektoderm, *s* Stützlamelle, *t'* Tentakeln des Muttertieres, *t''* Tentakeln der Knospe, *m* Magen, *o* Mundöffnung.

Fig. 16. Hydra viridis. Nach R. HERTWIG. Oben mit einem Kranz von Hoden, tiefer mit einer Ovarialanschwellung und einem austretenden Ei.

wirkung von enzymhaltigen Sekreten verdaut (sekretive Verdauung), während die für die Spongien erwähnte Form der intrazellulären Verdauung noch nebenbei besteht.

Die Leibeswand setzt sich aus zwei Zellschichten zusammen, von denen wir, wie bei der Gastrula, die äußere als Ektoderm (oder primäre Hautschicht, Fig. 15 *ek*), die innere als Entoderm (oder primäre Darmwand, Fig. 15 *en*) bezeichnen. Zwischen beiden Zellschichten ist eine festere homogene Schicht (*s*) zur Ausbildung gekommen, in welcher wir keinerlei Zellen vorfinden, die sog. Stützlamelle. Diese Abscheidung erfüllt einen engen Spaltraum, der sich, wie aus einer Betrachtung der Entstehung des Gastrulastadiums hervorgeht, in letzter Linie auf die Furchungshöhle (primäre Leibeshöhle) zurückführen läßt.

Wenn sich nach dem Gesagten Hydra als eine festsitzende, mit dem apikalen Pole festgeheftete Gastrula betrachten läßt, so tritt uns doch an ihr eine Bildung entgegen, die der Gastrula fehlt. Das ist der Besitz beweglicher Fangfäden oder Tentakeln, welche in wechselnder Zahl den Mund des Tierchens umstellen. Sie können als einfache Auswüchse oder Ausstülpungen der Leibes

wand betrachtet werden und sind demnach nichts anderes als hohle, blind endigende Schläuche, deren Wand aus denselben Schichten besteht, wie die Leibeswand überhaupt, nämlich: Ektoderm, Stützlamelle und Entoderm. Es erstreckt sich sonach in jeden Tentakel ein mit dem Magen zusammenhängender zentraler Kanal hinein, welcher der Ernährung des Fangfadens dient. Eine derartige Einrichtung, gewissermaßen ein System von Nährsaftgefäßen darstellend, welche mit dem zentralen Magenraum kommunizieren, wird als *Gastrovascularsystem* bezeichnet. Es ist dies ein funktioneller Vorläufer des Blutgefäßsystems, obgleich von anderer Provenienz und anderer Bedeutung. Die in ihm zirkulierende Flüssigkeit ist nicht Blut, sondern Magensaft.

Hydra kann sich durch Knospung fortpflanzen (Fig. 15). Ein kleiner seitlicher Körperauswuchs (Fig. 15 B) wächst zu einer jugendlichen Hydra heran, gewinnt Tentakel und Mundöffnung und löst sich von dem Muttertiere los, um ein selbständiges Leben zu führen. Neben dieser Fortpflanzungsweise findet sich bei Hydra auch die allen Metazoen zukommende Form der geschlechtlichen Zeugung, und da Hydra ein hermaphroditisches Wesen ist, so werden Eier und Spermatozoen in der äußeren Körperschicht, dem Ektoderm, eines und desselben Individuums entwickelt, und zwar an bestimmten Stellen (Fig. 16). Es treten in der vorderen Körperpartie Hautwucherungen auf, die als Hoden zu betrachten sind, während weiter hinten Ovarien zur Ausbildung kommen. Wenn bei den Spongien die Geschlechtsprodukte im Mesenchym zerstreut sich vorfanden, so ist es hier zur Differenzierung bestimmter Gonaden gekommen.

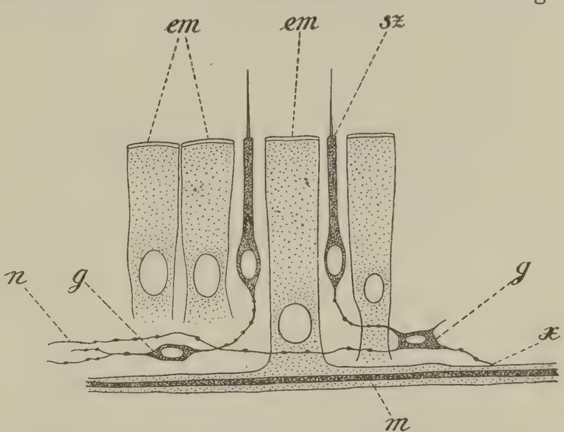


Fig. 17. Schematische Darstellung der Elemente des epithelialen Nervensystems eines Cnidariers. *em* Epithelmuskelzellen, von denen nur eine vollständig ausgezeichnet ist. Sie besitzen an ihrer Basis eine Muskelfibrille *m*, *g* Ganglienzellen, *n* Nervenfibrillen, *sz* Sinneszelle, *x* Stelle der Innervation der Muskelfibrille.

Überhaupt muß auf den hohen Grad histologischer Differenzierung der Körperschichten der Hydra hingewiesen werden. Wir wollen nur die äußere Haut oder das Ektoderm in Betracht ziehen (Fig. 17). Die Zellen dieses Epithels erzeugen an ihrem der Stützlamelle anliegenden, inneren Ende eine Schicht feiner, kontraktiler Fasern, die wir als Muskelfibrillen (*m*) bezeichnen und deren Zusammenziehungen die Bewegungen des Körpers hervorrufen. Ausgelöst wird die Kontraktion der Muskelfibrillen durch besondere, in dem ektodermalen Epithel zerstreut sich vorfindende, der Reizaufnahme und Reizleitung dienende Elemente. Wir finden zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen der Haut besondere Sinneszellen (*sz*) und Ganglienzellen (*g*), welche mit feinsten Nervenfädchen (*n*) an die Muskelfibrillen herantreten. Die Haut der Hydra enthält sonach gleichzeitig einen Teil der Körpermuskulatur und des Nervensystems Histologie.

und zwar über die ganze Oberfläche verbreitet. Wir können hier von einem diffusen, epithelialen Nervensystem sprechen. Daneben finden sich in dem ektodermalen Epithel der Hydra noch Zellen anderer Bedeutung, so die schon erwähnten Nesselzellen, ferner Drüsenzellen und andere. Daß in ihm die Geschlechtszellen gebildet werden, haben wir bereits erwähnt.

Eine ganze Reihe von polypenähnlichen Wesen des Meeres schließt sich

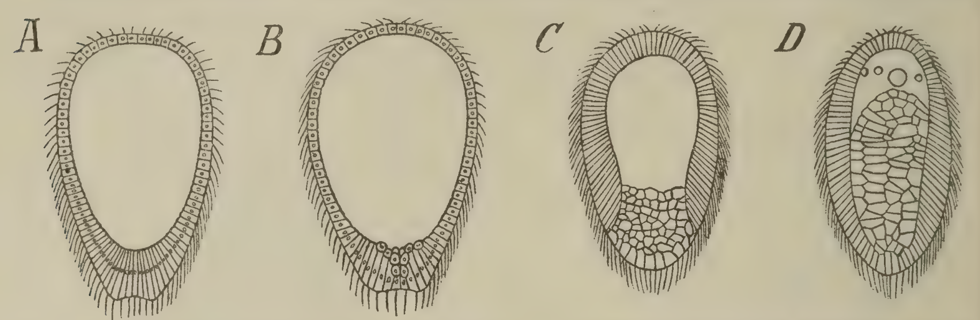


Fig. 18. Bildung des inneren Keimblattes bei einem Hydroiden. Aequorea nach Claus aus Hatscheks Lehrbuch.

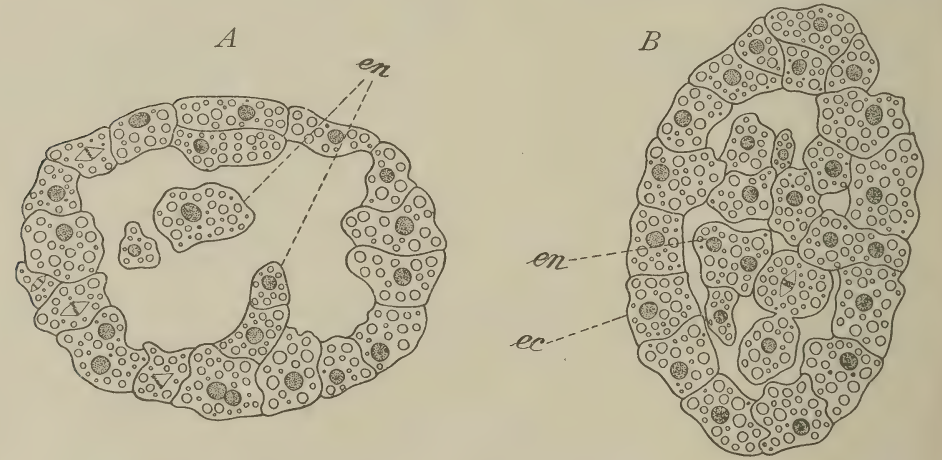


Fig. 19. Entodermbildung eines Hydroiden. Gonothyraea loveni nach Wulfert. *A* Blastula im Durchschnitt mit einwandernden Entodermzellen *en*. *B* ein späteres Stadium. *ec* Ektoderm, *en* Entodermzellen.

im Bau nahe an Hydra an. Es ist die Gruppe der Hydra-Verwandten oder Hydroiden. Sie bilden durch fortgesetzte Knospung baumförmig verästelte Stöckchen, welche mit wurzelartigen Ausläufern verankert wie Moos die Felsen des Meeresgrundes überziehen. An diesen ungemein zierlichen Bäumchen sitzen dann die Einzelindividuen wie Blüten an einem Zweige.

Entwicklung der Hydroiden.

Die Entwicklung der Hydroidpolypen aus dem befruchteten Ei weist auch gewisse Eigentümlichkeiten auf. Zwar ist die Furchung von dem Schema einer gewöhnlichen regulären totalen und nahezu äqualen Furchung meist nicht sehr abweichend. Auch wird in der Regel eine rundliche oder ovale, häufig schon mit Geißeln versehene und frei umherschwimmende Coeloblastula, eine hohle Keimblase (Fig. 18A) gebildet. Die Besonderheiten setzen erst bei der Bildung des inneren Keimblattes oder Entoderms ein. Während bei vielen

Tieren das Gastrulastadium durch einen Einstülpungsvorgang erreicht wird, indem die hintere Hälfte der Zellschicht des Blastulastadiums sich gegen die vordere einbuchtet, finden wir hier einen anderen Entwicklungsmodus. Bei manchen Formen wandern einzelne Zellen des vegetativen Keimpoles (Fig. 18) in das Blastocoel ein, und dieses Einwandern wird bald so massenhaft, daß schließlich das ganze Innere des Keimes mit Zellen, die wir nun als Entodermzellen bezeichnen, erfüllt ist (polare Einwanderung oder Typus der hypotropen Einwanderung). In vielen anderen Fällen vollzieht sich diese Einwanderung nicht von dem vegetativen Pole des Keimes aus, sondern es treten regellos bald da bald dort Zellen der Keimblasenwand in die Furchungshöhle (Fig. 19), um sie schließlich zu erfüllen (Typus der multipolaren Einwanderung). Das Resultat ist in beiden Fällen das gleiche. Wir kommen zu einem Stadium, welches nun schon meist ziemlich langgestreckt ist und an der Oberfläche überall von einem Geißelepithel (Ektoderm) bedeckt ist,

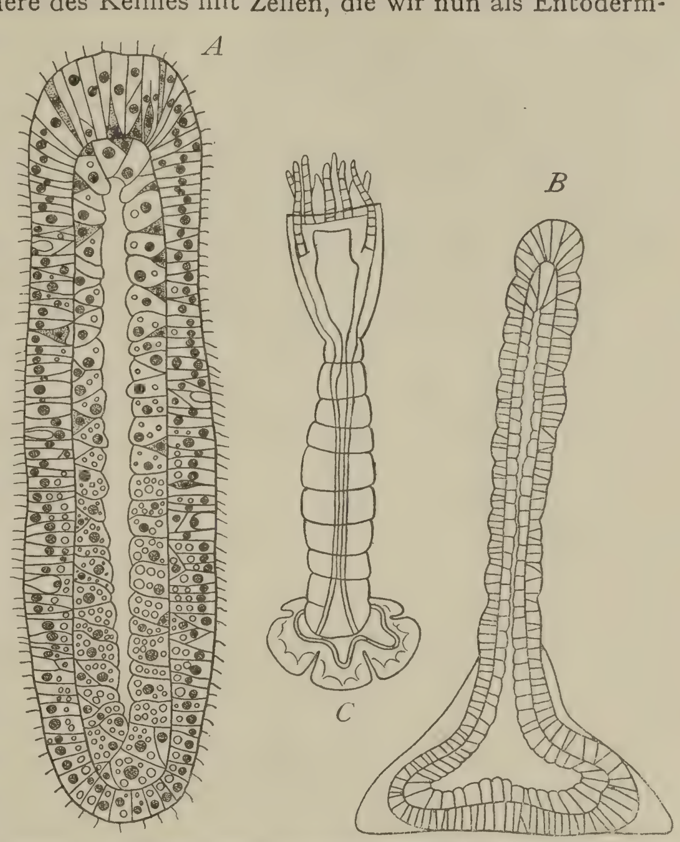


Fig. 20. Drei Stadien in der Entwicklung eines Hydroidpolypen. Gonothyraea loveni nach WULFERT. *A* Planula, *B* nach erfolgter Festsetzung, *C* junger Polyp.

während das Innere von einer soliden Zellmasse (Entoderm) erfüllt ist. Dieses für die Hydroiden ungemein charakteristische Stadium hat man nach dem Vorgange Dalyells als *Planula* bezeichnet (Fig. 18 D). Erst später kommt im Inneren der entodermalen Zellenmasse durch Auseinanderweichen der Zellen ein Hohlraum, die Anlage der Magenhöhle, zustande (Fig. 20 A), welche entsprechend dem vegetativen Pole der Larve durchbricht und so die Mundöffnung entwickelt. Die Planula schwimmt oder kriecht mittels Geißelbewegung umher. Schließlich heftet sie sich mit jenem Körperende, welches der Mundöffnung gegenüberliegt, an und wächst zu einem jungen Hydroidpolypen aus (Fig. 20 B und C), indem sie eine verbreiterte Anheftungsscheibe oder Wurzelausläufer (Stolonen) entwickelt und in der Umgebung des Mundes Tentakel zur Ausbildung bringt. Schließlich wächst der so entstandene Primärpolyp weiter empor und schreitet bald zur

Entwicklung von Knospen, welche zu neuen Individuen heranwachsen. Da diese mit dem verschmälerten Stiele (dem sog. Hydrocaulus) des Primärpolypen verbunden bleiben, so kommt es auf diese Weise zur Bildung eines baumförmig verästelten Stöckchens, dessen einzelne Zweige an ihren Enden die nun als Hydranten zu bezeichnenden Individuen tragen.

Prinzip des Polymorphismus.

Was an diesen kolonialen Verbänden unser Interesse in besonderem Maße fesselt, ist der Umstand, daß die einzelnen Individuen nach dem bekannten Grundsatze der Teilung der Arbeit sich vielfach verschiedenen Aufgaben und Leistungen im Dienste der Gesamtheit zuwenden und dementsprechend in ihrer Körpergestalt, in der Art ihrer zweckentsprechenden Ausrüstung verändert werden. Das Prinzip des Polymorphismus der Individuen, seit Leuckarts lichtvollen Auseinandersetzungen (1851), einer der leitenden Gesichtspunkte morphologischer Forschung, führt hier häufig zu einer Mannigfaltigkeit verschieden gestalteter, miteinander verwachsen bleibender Einzelwesen. Wir begegnen bei manchen der hierher zu zählenden Formen, so an dem bekannten Beispiele von *Podocoryne* (Fig. 21), neben gewöhnlichen Ernährungspolypen etwas anders gestalteten Individuen, welche dazu bestimmt sind, Geschlechtstiere zu erzeugen, ferner mund- und tentakellosen sog. Spiralzooiden (*s*), dann stachelartig verfestigten Wehrpolypen (*sk*) usw. Am weitesten gedeiht die Vielgestaltigkeit der einzelnen Komponenten dieser Lebensgemeinsamkeit bei gewissen freischwimmenden Kolonien, die man auch der Gruppe der Hydroiden zurechnet: den *Siphonophoren* oder Röhrenquallen. Der gemeinsame Stamm erscheint hier an ein hydrostatischen Zwecken dienendes Individuum, die sog. Luftkammer, befestigt. Es finden sich sodann glockenförmige Einzelwesen, durch Pulsationen der Gesamtheit eine gewisse Bewegung erteilend; ferner begegnen wir: Freßpolypen, Fangfäden, Tastern, schildförmigen Deckstücken, Geschlechtsindividuen usw. Der wundersame Bau dieser, wie aus durchsichtigem Kristall gebildeten und vielfach in den leuchtendsten Farben erstrahlenden Kompositionen mariner Lebenstätigkeit hat in gleichem Maße die Aufmerksamkeit der Forscher wie freudige Empfindungen ästhetisch fühlender Naturfreunde erregt.

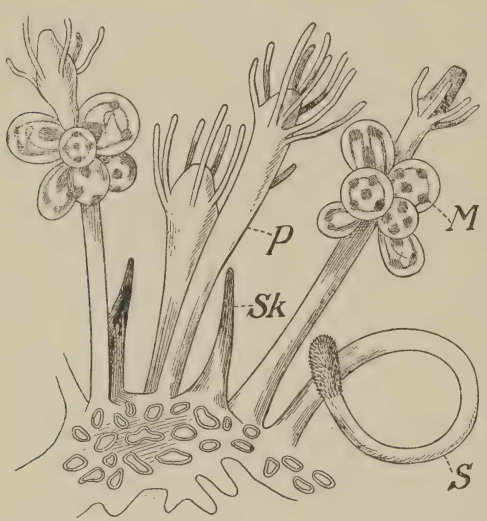


Fig. 21. Podocoryne, eine Hydroidenkolonie. Nach GROBBEN. *M* Medusenknospen an proliferierenden Polypen, *P* Polypen, *S* sog. Spiralzooide, *Sk* Skelettpolypoid. Die ganze Kolonie basalwärts durch ein Wurzelgeflecht (Coenosark) verbunden.

Bildung der Medusen.

Als ein besonderer Fall von Polymorphismus ist die bei den Hydroiden hervortretende besondere Ausbildungsweise der Geschlechtsindividuen zu betrachten. Während die durch Knospung sich vermehrenden Hydranthen (im Gegensatze zu Hydra) zu geschlechtlicher Vermehrung nicht befähigt erschei-

nen, produzieren sie durch Knospungsvorgänge glockenförmige, meist zu freier, schwimmender Bewegung befähigte Individuen (Fig. 22), deren Aufgabe es ist, Eier oder im Falle des männlichen Geschlechts Spermatozoen zu erzeugen und durch ihr Umhertreiben in den von Strömungen bewegten Oberflächenschichten des Meeres die Verbreitung der Art über ein größeres Territorium zu besorgen. Dem gleichen Zweck dient ja auch schon die freie Beweglichkeit der als Planulae bezeichneten und oben gekennzeichneten Jugendformen der Cnidarien. Auf dieser besonderen Ausbildung bestimmter, den geschlechtlichen Zeugungsfunktionen sich widmender Individuen beruht der für die Hydroiden bezeichnende Unterschied zwischen Polyp und Meduse, sowie die Erscheinung des Generationswechsels, welche durch das alternierende, vielfach nach Jahreszeiten wechselnde Auftreten dieser beiden verschiedenen Gestalten bedingt ist.

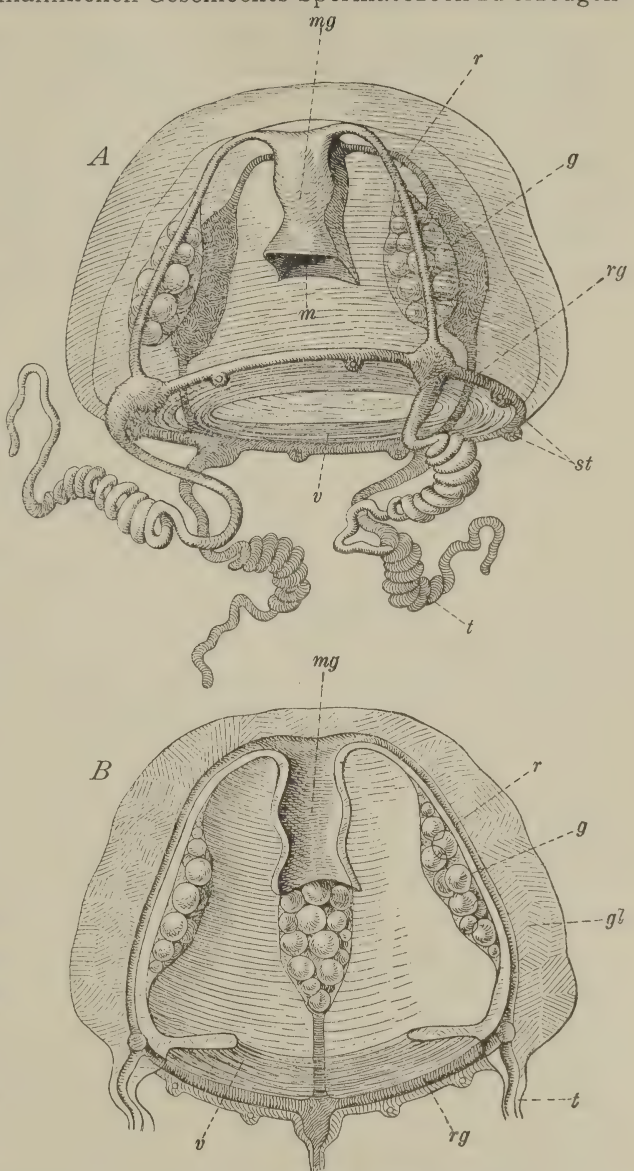


Fig. 22. *A* Eucopium, eine Hydroidmeduse. Nach HAECKEL. *B* Schematischer Durchschnitt dieser Form. *g* Geschlechtsorgane = Gonaden, *gl* Schirmgallerte, *m* Mund, *mg* Magen, *r* Radiärgefäß, *rg* Ringgefäß, *st* Statocysten oder sog. Randbläschen, *t* Randtentakel, *v* Velum.

Es kann unsere Aufgabe nur sein, nach einer gedrängten Darstellung des Baues der Hydroidmeduse anzudeuten, wie sich diese Form auf den einfacheren Bau des Polypen zurückführen läßt. Es handelt sich im wesentlichen um eine Verkürzung der Hauptachse unter gleichzeitiger glockenförmiger Verbreiterung der Ansatzstelle des schon den Polypen zukommenden Tentakelkranzes. Wenn bei den Hydroidpolypen vielfach durch die Zahl und Stellung der Tentakel eine radiärsymmetrische Anordnung der die Hauptachse seitlich umgebenden Organbildungen gekennzeichnet ist, so tritt an der Form der Meduse

die Erscheinung dieser Radiärsymmetrie noch deutlicher zutage. Meist sind es vier, in manchen Fällen sechs durch besondere Organbildungen gekennzeichnete Hauptradien.

Bau der Hydroidmedusen.

Der Körper der *Hydroidmedusen* (Fig. 22), welche man wegen des Besitzes eines kontraktilen Hautsaumes auch als Saumquallen oder *craspedote Medusen* zu bezeichnen pflegt, zeigt als wichtigsten Teil eine durchsichtige, gallertartige oder knorpelige Glocke, gemeiniglich als Schirm (*gl*) bezeichnet. Diese Glocken sind im Jugendzustande mit dem Scheitel an dem Mutterpolypen festgewachsen. Im Inneren finden wir die Glockenhöhle, in welche an der Stelle, wo wir den Klöppel der Glocke vermuten würden, ein mit Mundöffnung versehener Magenschlauch (*mg*) herabhängt. An dem Glockenrande findet sich irisartig ein

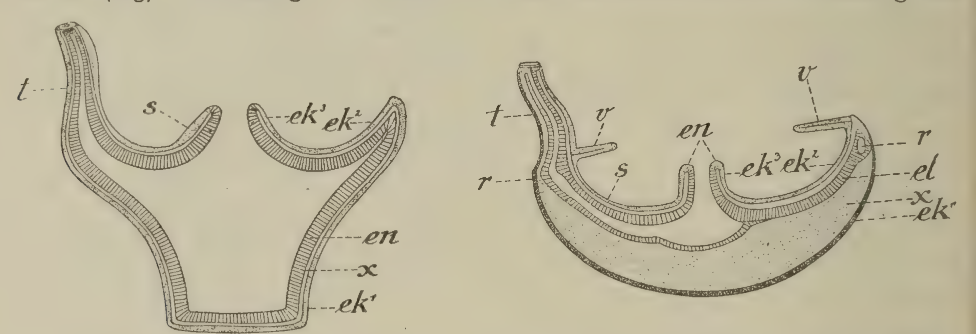


Fig. 23. Schematischer Längsschnitt durch einen Polypen vgl. Fig. 15.

Fig. 24. Schematischer Längsschnitt durch eine Meduse vgl. Fig. 22 *B*.

Beide Figuren nach R. Hertwig. *en* Entoderm, *el* Entodermlamelle (durch Zusammenpressen der Magenwand entstanden), *ek* Ektoderm, ek^1 äußeres Glockenektoderm, sog. Exumbrella, ek^2 inneres Glockenektoderm, sog. Subumbrella, ek^3 Ektoderm des Magens, *r* Ringkanal, *s* Subumbrella (Innenwand der Glocke), *t* Tentakeln, *v* Velum, *x* Gallerte, resp. die korrespondierende Stützlamelle.

kontraktiler Hautsaum, das sog. *Velum* (*v*) gespannt, welches bei den pulsierenden oder pumpenden Schwimmbewegungen der später freiwerdenden Wesen eine besondere Rolle spielt. Die ganze Glocke ist innen und außen von ektodermalem Epithel überzogen. Das Entoderm kleidet die Magenhöhle aus. Die Schirmgallerte ist als eine modifizierte Stützlamelle zu betrachten. In letztere erstreckt sich ein vom Magen ausgehendes Gastrovascularsystem, aus meist vier radiär verlaufenden Gefäßen (*r*) bestehend, welche am Schirmrande durch ein Ringgefäß (*rg*) miteinander in Verbindung stehen. Radiärgefäße und Ringgefäß sind untereinander durch ein zartes Epithelblatt (Gefäßlamelle oder Cathammalplatte) verbunden. Den Schirmrand nehmen Randtentakel ein. Hier finden sich Sinnesapparate (Augenflecken oder in anderen Fällen Statocysten, früher als Gehörblasen bezeichnet) und ein doppelter, längs der Insertionsstelle des Velums sich hinziehender Nervenring. Von letzterem sei hervorgehoben, daß er noch rein in der Kontinuität des ektodermalen Epithels gelegen ist. Er stellt eine modifizierte Partie der äußeren Haut dar, welche durch reichlichen Besitz an Sinneszellen, Nervenzellen und -fasern zu einem nervösen Zentrum geworden ist. Wenn bei Hydra im Ektoderm ein diffuses Nervensystem zu erkennen war, so ist hier durch Konzentration ein strangförmiger Typus dieses wichtigen Organsystems erreicht. Gleichwohl bleibt der rein epitheliale Cha-

rakter dieser Bildung gewahrt. Ebenso ist auch die ganze Körpermuskulatur der Meduse im Epithel gelegen.

Versuchen wir es, den Brüdern Hertwig folgend, den Bau der Meduse als den eines umgewandelten Polypen zu erfassen (Fig. 23 und 24), so sei hervorgehoben, daß in beiden Fällen die Hauptachse des Körpers vom Mundpole zum Anheftungspole zieht. Sie ist in der Meduse (Fig. 24) erheblich verkürzt. Das kegelförmige Peristom, welches bei dem Polypen die Mundöffnung trägt, ist dem Magenschlauch der Meduse gleichzusetzen. Die Tentakel des Polypen finden wir in den Randtentakeln wieder, während die beträchtliche Entwicklung der Stützlamelle (x) im Bereiche der aboralen Körperhälfte zur Ausbildung der Schirmgallerte geführt hat. Zwischen Tentakelbasis und dem zentralen Magenraume dehnt sich bei der Meduse das hier auch als Kranzdarm bezeichnete Gastrovascularsystem aus. Als Neubildung müssen wir in der Meduse das Velum betrachten. Am Hydroidpolypen können wir keine ihm entsprechende Bildung nachweisen.

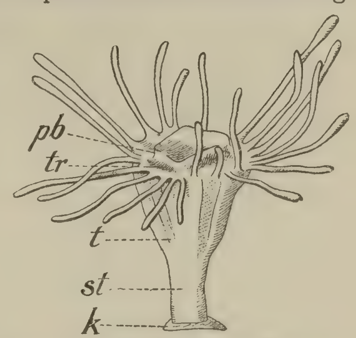


Fig. 25. Scyphistoma von Aurelia aurita. Nach KORSCHELT-HEIDER. *pb* Peristomrüssel, *tr* trichterförmige Einsenkungen des Peristoms (sog. Septaltrichter), *t* durchschimmernde Gastralfalten, *st* Stiel, *k* basale Skelettabscheidung.

Die Geschlechtsorgane oder Gonaden der Hydroidmedusen sind ektodermale Wucherungen, welche sich teils am Magenschlauche, in anderen Fällen an der Innenwand des Schirms, den Radiärkanälen (Fig. 22 *g*) benachbart, vorfinden.

In der Gruppe der *Hydroiden* begegnen wir dem einfachsten Typus der Cnidarien. Kurze Erwähnung sei noch der Komplikationen getan, welche der Bauplan dieser Formen in anderen hierher zu rechnenden Gruppen erleidet.

Bau der Scyphopolypen.

Wie bei den Hydroiden, so tritt uns auch in der Klasse der *Scyphomedusen* die Unterscheidung in Polyp (*Scyphopolyp*) und Meduse (Lappenqualle oder *acraspede Meduse*) entgegen. Äußerlich erscheint der Scyphopolyp, gewöhnlich als *Scyphistoma* (Fig. 25) bezeichnet, einer Hydra so ähnlich, daß er zu den Zeiten, da Michael Sars seine berühmten und grundlegenden Untersuchungen über den Entwicklungskreis dieser Formen anstellte, noch gewöhnlich als „Hydra tuba" bezeichnet wurde. Spätere Untersuchungen, unter ihnen vor allem die Beobachtungen Alexander Goettes, haben uns gewisse Eigentümlichkeiten des Baues kennen gelehrt, die hier zu erwähnen sind. Man erkennt an dem Körper des Tieres vier längsverlaufende Streifen (*t*, sog. Täniolen). Sie sind der Ausdruck von Falten der Magenwand (Fig. 26B), in denen sich Längsmuskelzüge (Fig. 26A *sm*), Retraktoren des Körpers, bergen. Durch diese kulissenartig ins Innere vorspringenden sog. Septen wird der Magenraum in eine gemeinsame zentrale Höhle und in vier periphere Magentaschen geteilt. Letztere kommunizieren nicht nur mit dem zentralen Magenraume, sondern auch untereinander, da die vier Septen dicht unter dem Tentakelkranze Durchbohrungen (Fig. 26A, *so*) besitzen, wodurch das Scheinbild eines Ringgefäßes hervorgerufen wird. Wo die vier Längsmuskelzüge sich an die obere Körper-

wand ansetzen, finden sich trichterförmige Einziehungen (Fig. 26 A und C *tr*) derselben, die sog. Septaltrichter. Es nähert sich der Bau des Scyphopolypen in mancher Hinsicht dem der Korallentiere, auf den wir gleich zu sprechen kommen.

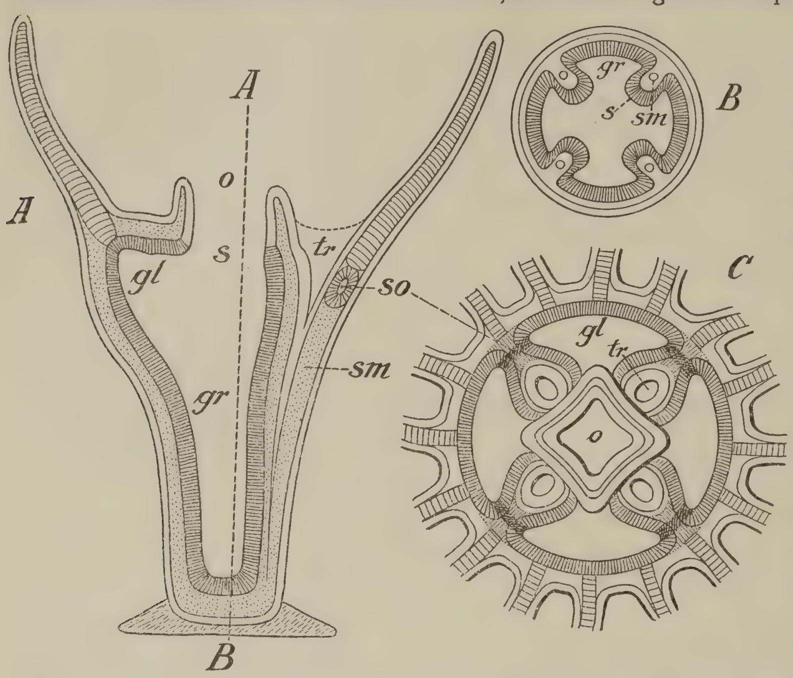


Fig. 26. Körperbau von Scyphistoma. Schematisch nach GOETTE aus HATSCHEKS Lehrbuch. *A* im Längsschnitt, links durch eine Magentasche, rechts durch ein Septum. *A—B* Hauptachse, *gr* Gastralrinne, welche nach oben in die Magentasche *gl* übergeht, *o* Mund, *s* Eingang in den eigentlichen Magenraum, *sm* Septalmuskel, *so* Septalostium, *tr* Septaltrichter. *B* Querschnitt durch den unteren Teil des Körpers, *gr* Gastralrinne, *s* Septum, *sm* Septalmuskel. *C* Ansicht von der Oralseite; *gl* Magentasche, o Mund, *so* Septalostium, *tr* Septaltrichter.

Wir müssen es uns versagen, auszuführen, wie durch den merkwürdigen Vorgang der Strobilation die als Ephyren bezeichneten freischwimmenden Larvenformen der akraspeden Medusen entstehen, ebenso wie die nicht minder beachtenswerten Umbildungen, welche zum Bau der geschlechtsreifen, hier hoch entwickelten Medusenform hinüberführen, außer den Rahmen unserer Betrachtung fallen. Erwähnt sei nur, daß die Gonaden hier, wie auch bei den Anthozoen, dem Entoderm entstammen und daß Mesenchymzellen, welche die Schirmgallerte bevölkern, ebenfalls als eingewanderte Entodermzellen zu betrachten sind.

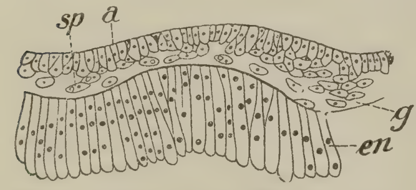


Fig. 27. Schnitt durch die Körperwand eines Korallenpolypen. Nach KOWALEVSKY und MARION aus KORSCHELT-HEIDERS Lehrbuch. *a* Ektoderm, *en* Entoderm, *g* Gallerte, *sp* erste Anlage der Sklerite oder Kalkkörper in Zellen des sich bildenden Mesoderms.

Die kalkabscheidenden, riffbildenden Korallentiere, die einzeln lebenden Aktinien und andere zur Klasse der *Anthozoen* vereinigte Formen bilden keine Medusen. Dagegen erreicht in dieser Gruppe die Form des Polypen bedeutende Organisationshöhe. Der grazilen Beschaffenheit der kleinen, von Wasserströmungen leicht bewegten Hydro- und Scyphopolypen gegenüber fällt uns an den Individuen der Anthozoen erheblichere Körpergröße und die derbe, lederartige Beschaffenheit der Leibeswand auf. Sie verdanken dieselbe dem Vorhandensein eines an Stelle der Stützlamelle entwickelten, oft von Fibrillen durchsetzten und in gewissen Fällen Kalkkörperchen (Sklerite) führenden Bindegewebes, dessen

Bau der Anthozoen.

mesenchymatische Elemente, aus dem Ektoderm stammend, durch amoeboide Wanderung in die Grundsubstanz gelangen (Fig. 27). Die Körpergestalt ist im allgemeinen kurz zylindrisch oder trommelförmig (Fig. 28). Die untere Fläche, mit welcher das Tier festsitzt, wird als basale Fußscheibe, die obere, von Tentakeln umstellte und von der spaltförmigen Mundöffnung durchbohrte Endfläche als Mundscheibe unterschieden. Der Mund führt nicht direkt, sondern durch Vermittlung eines nach innen herabhängenden Schlundrohres (Stomodaeum, *sch*) in den Magen, welches, durch Einstülpung der Mundscheibe ent-

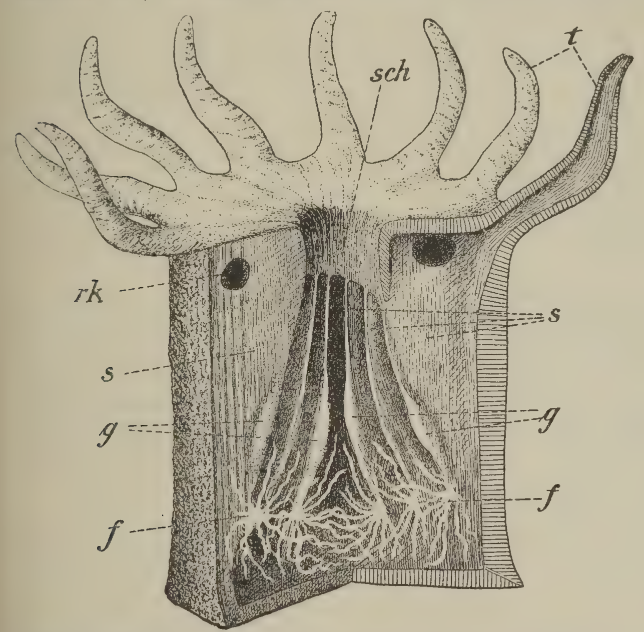


Fig. 28. Schematische Darstellung eines Anthozoenpolypen. Nach KENNEL. *sch* Schlundrohr, *t* Tentakel, *s* Septen, *rk* Durchbohrung derselben, *g* Geschlechtsorgane, *f* Gastralfilamente.

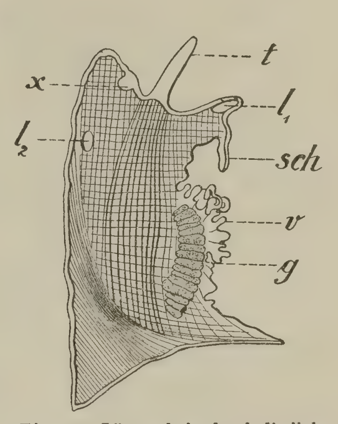


Fig. 29. Längsschnitt durch die linke Hälfte des Körpers eines Anthozoenpolypen. Nach HERTWIG aus HATSCHEKS Lehrbuch. Er zeigt ein Septum mit allen seinen Differenzierungen. *t* Tentakel, *sch* Schlundwand, *v* Mesenterialfilament, *g* Geschlechtsorgan, l_1 inneres Septalostium, l_2 äußeres Septalostium; ferner sind am Septum Längsmuskeln, Transversalmuskeln und Parietalmuskeln zu beobachten; *x* Ringmuskel, quer durchschnitten.

standen, an seiner inneren Seite von Ektoderm ausgekleidet ist. Es kann sonach der Mund der Anthozoen dem Munde der Hydra nicht direkt verglichen werden. Letzterer entspricht dem Urmunde der Gastrula und kennzeichnet die Stelle, an welcher das äußere Keimblatt in das innere übergeht. Diese findet sich bei den Anthozoen dort, wo das Innenende des Schlundrohres in den zentralen Gastralraum mündet (Schlundpforte). Das stomodäale Schlundrohr ist als ein neu hinzugekommener, durch ektodermale Einstülpung gebildeter Teil des Darmtraktes zu betrachten.

Der eigentliche Gastralraum wird durch von außen nach innen kulissenartig vorspringende Falten der Magenwand (*s*) — ähnlich wie wir dies bei Scyphistoma angedeutet sahen — in einen gemeinsamen Zentralraum und in periphere Magentaschen gegliedert, welch letztere sich in die Innenkanäle der Randtentakel fortsetzen. Die zwischen den Magentaschen hereinragenden Septen, welche in manchen Fällen das Schlundrohr erreichen, sind hier der Sitz reicher Organbildung (Fig. 29). Eine an Nessel- und Drüsenzellen reiche Krau-

se (v) nimmt ihren freien Saum ein. In ihnen entwickelt sich ein Längsmuskelband entodermaler Muskulatur, nach dem eigentümlichen Bilde, das es auf Querschnitten liefert, als ,,Muskelfahne" beschrieben. In den Septen liegen auch die Gonaden (g), deren Elemente dem entodermalen Epithel, das die Septen überkleidet, entstammen.

Die erwähnten Längsmuskelzüge stellen nur einen Teil der Körpermuskulatur dar, welche noch durch transversal verlaufende Fibrillen in den Septen und durch Muskelzüge der ektodermalen Körperschicht ergänzt wird. Das Nervensystem ist hauptsächlich im ektodermalen Epithel zu suchen, wenig konzentriert, doch im Bereiche der Mundscheibe reichliche Plexusbildungen veranlassend. Wie bei den Coelenteraten überhaupt, so haben auch hier die Untersuchungen der Brüder Hertwig unsere Kenntnis des feineren Baues dieser Formen begründet. Im übrigen ist das Nervensystem nicht auf das Ektoderm beschränkt. Wir finden bei den Cnidarien allgemein auch Nervenelemente in der entodermalen Auskleidung des Gastralraumes, wenngleich nicht so reichlich wie im Ektoderm.

Wie bei den Scyphistomen erscheinen die Septen durch ein in der Nähe der Mundscheibe zu suchendes Septalostium durchbohrt (Fig. 29 l_2). Die für die einzelnen Gruppen der Anthozoen verschiedenen und für die Systematik wichtigen Gesetze der Septenstellung lassen erkennen, wie bei diesen Formen der radiärsymmetrische Bauplan allmählich in den bilateral-symmetrischen übergeführt wird.

C. Ctenophoren, Kammquallen oder Rippenquallen.

Wenn bei Spongien und Cnidarien die mehrfach sekundär gestörte Radiärsymmetrie des Bauplanes als Ausdruck festsitzender Lebensweise erfaßt werden kann, so treten uns in den *Ctenophoren* freischwimmende Wesen von disymmetrischem Charakter entgegen. Der Körper von *Hormiphora plumosa* (Fig. 30), die unseren Erläuterungen zugrunde gelegt werden soll, hat birnförmige Gestalt. Sie erscheint wie eine zarte, gallertig durchsichtige, schwebende Montgolfiere des Meeres. Acht in regelmäßigen Abständen verteilte, längsverlaufende Reihen von wimpernden Ruderplättchen (sog. Rippen r'–r^4 in Fig. 31) dienen der Lokomotion, zwei zarte, mit Klebzellen besetzte Fangfäden (f) vermitteln den Nahrungserwerb. Das eine Ende der Hauptachse nimmt die Mundöffnung ein, während der gegenüberliegende Pol durch ein kompliziertes Sinnesorgan (s), das gleichzeitig als Zentrum des Nervensystems zu gelten hat, gekennzeichnet wird. Von hier gehen Zellverbindungen zu den acht Rippen, während ein subepithelialer Nervenplexus sich diffus unter dem Ektoderm und an der Wand des Stomodaeums ausbreitet.

Bau der Ctenophoren.

Wie bei den Anthozoen so führt auch hier der Mund zunächst in ein ektodermales Schlundrohr (Stomodaeum, hier unpassend als Magen (m) bezeichnet), dessen innere Öffnung (Schlundpforte) die Kommunikation mit dem als Trichter (t) benannten Gastralraum des Darmes herstellt. Letzterer erscheint in ein kompliziertes System von Kanälen aufgelöst, von denen acht unter den Rippen hinziehen (Gastrovaskularsystem).

Diese ,,Rippengefäße" tragen die Gonaden. Die Geschlechtsprodukte, hier hermaphroditisch in einem Individuum vereinigt, entstammen dem Entoderm, unter welchem sie sich nach der Länge der Rippengefäße streifenförmig anordnen.

Alle die genannten inneren Organe (Schlundrohr, Darm mit dem Gastrovaskularsystem und den den Gefäßen angeschlossenen Geschlechtsorganen) finden sich in eine mesenchymatische Gallerte von hochkomplizierter histologischer Struktur eingebettet. Es zeigen sich hier in einer homogenen Grund-

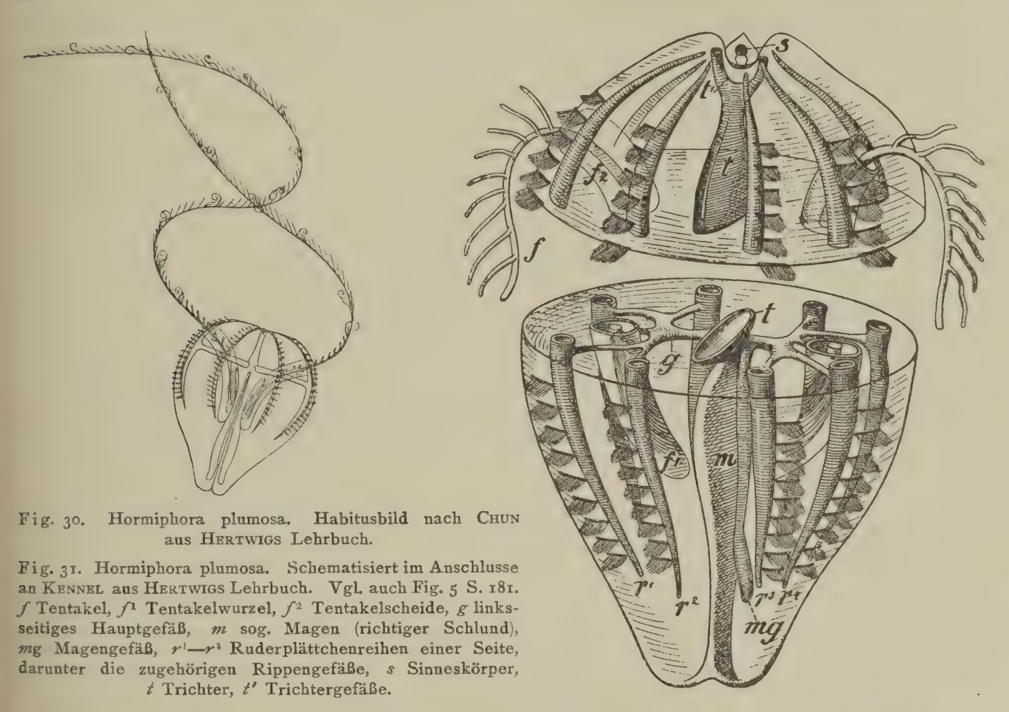


Fig. 30. Hormiphora plumosa. Habitusbild nach CHUN aus HERTWIGS Lehrbuch.

Fig. 31. Hormiphora plumosa. Schematisiert im Anschlusse an KENNEL aus HERTWIGS Lehrbuch. Vgl. auch Fig. 5 S. 181. *f* Tentakel, f^1 Tentakelwurzel, f^2 Tentakelscheide, *g* linksseitiges Hauptgefäß, *m* sog. Magen (richtiger Schlund), *mg* Magengefäß, r^1—r^4 Ruderplättchenreihen einer Seite, darunter die zugehörigen Rippengefäße, *s* Sinneskörper, *t* Trichter, *t'* Trichtergefäße.

substanz sternförmig verästelte Bindegewebszellen, ferner aus Mesenchymzellen entstandene Muskelzellen, bandförmig gestreckte kontraktile Elemente mit verästelten Enden, ferner feinste Fibrillen, zum Teil als Nervenfibrillen in Anspruch genommen und mit Ganglienzellen in Verbindung stehend, die Innervation der mesenchymatischen Muskulatur besorgend. Die Elemente dieses mesenchymatischen Gewebskomplexes entstammen, wie schon Chun und Kovalewsky wußten und neuerdings Hatschek bestätigte, dem Ektoderm.

Entwicklung der Ctenophoren.

Die Entwicklung der Ctenophoren führt durch verhältnismäßig einfache Umbildungsvorgänge zur jugendlichen, der ausgebildeten Form meist schon ziemlich ähnlichen Rippenqualle. Die Furchung (Fig. 32) kann als Schulbeispiel totaler inäqualer Furchung betrachtet werden. Frühzeitig tritt der Gegensatz zwischen einer aus kleineren Zellen (Mikromeren *mi*) bestehenden und einer aus großen, dotterreichen Furchungskugeln (Makromeren *ma*) zusammengesetzten Keimeshälfte zutage. Frühzeitig macht sich auch an den Furchungsbildern der disymmetrische Bauplan der Gruppe bemerkbar. Die Mikromeren sitzen

dem animalen Pole genähert der Makromerengruppe, welche die vegetative Hälfte repräsentiert, kappenförmig (Fig. 32 C) auf. Wir fügen hinzu, daß die Makromeren das Entoderm, die Mikromeren das Ektoderm des Keimes darstellen. Zwischen beiden Zellagen findet sich die hier wenig umfangreiche, gegen den animalen Pol verdrängte und merkwürdig lange nach oben und unten geöffnete Furchungshöhle.

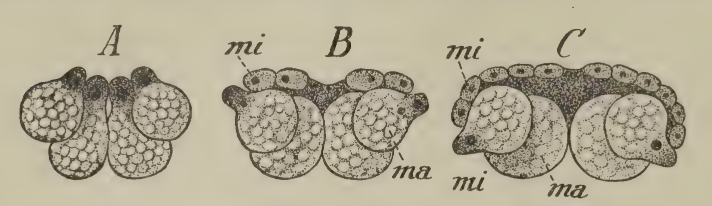


Fig. 32. *A—C* Drei Furchungsstadien eines Ctenophoreneies (aus Langs Lehrbuch). *mi* Mikromeren, *ma* Makromeren, in *B* und *C* ist die Furchungshöhle im Inneren dunkel angegeben.

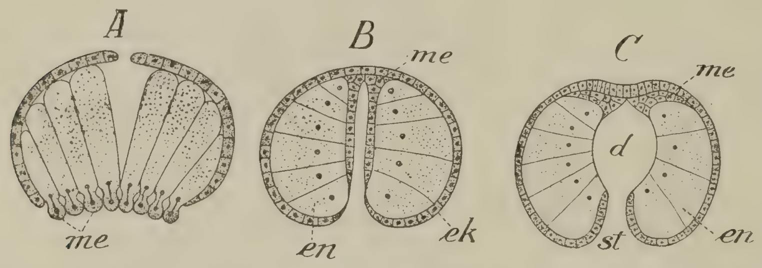


Fig. 33. Drei frühe Entwicklungsstadien einer Ctenophore. Schematisch nach Metschnikoff aus Langs Lehrbuch. *ek* Ektoderm, *me* kleinere Entodermzellen, welche in *A* basalwärts sich abschnürend später nach oben rücken (*B* und *C*), *en* entodermale Makromeren, *d* Darmhöhle, *st* Schlund (Stomodaeum, Anlage des sog. Magens).

Die Makromeren werden von der Mikromerenkappe allmählich immer mehr umwachsen (epibolische Gastrulation) und auf diese Weise in das Innere des Keimes gedrängt (Fig. 33 A). Gleichzeitig verschwindet die Furchungshöhle, während im Inneren der entodermalen Zellgruppe ein neuer, gegen den vegetativen Pol geöffneter Hohlraum (die Darmhöhle, *d* in Fig. 33 C) entsteht. Inzwischen haben die Makromeren durch einen in seiner Bedeutung lange Zeit mißverstandenen Prozeß der Zellknospung eine Gruppe kleinerer Entodermzellen (*me*) geliefert, welche, gegen den animalen Pol verlagert, zur Auskleidung gewisser Teile des Gastrovaskularsystems bestimmt ist.

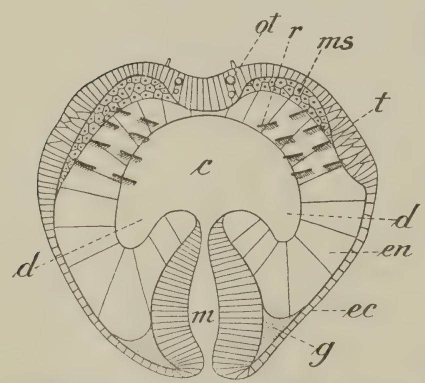


Fig. 34. Schema eines Ctenophorenembryos. Aus Korschelt-Heiders Lehrbuch. *ot* Statolithen, *t* Anlage des Tentakelapparates, *ms* Ansammlung kleiner Entodermzellen, *en* Entoderm, *ec* Ektoderm, *g* Gallerte, *m* Magen, *c* zentrale Darmhöhle, *d* divertikelartige Ausbuchtungen derselben.

Während so die Anlage des entodermalen Teiles des Darmsystems der Vollendung entgegengeht, entsteht das stomodäale Schlundrohr (*st*), indem sich die Ektodermschicht am Blastoporusrande nach innen umschlägt. Der Embryo, ursprünglich kuchenförmig rundlich, ändert nun seine Gestalt (Fig. 34). Er streckt sich in der Richtung der Hauptachse. Es wachsen die Tentakel (*t*) hervor, während das apikale Sinnesorgan zur Entwicklung kommt.

Noch liegen anfangs die beiden Keimesschichten (Ektoderm und Entoderm) dicht aneinander. Erst in späteren Stadien wird zwischen ihnen Gallertsub-

stanz abgeschieden, in welche nun vom Ektoderm vereinzelte Zellen amöboid einwandern, auf diese Weise die Grundlage des mesenchymatischen Gewebes liefernd. Mit der Entstehung der Wimperplättchen in acht, anfangs zu vier Paaren vereinigten Längsreihen erscheint die junge Rippenqualle fertig gebildet.

Rückblick.

Bei allen Coelenteraten erhält sich die primäre Eiachse (die Achse des Gastrulastadiums) als spätere Hauptachse des Körpers, daher sie von Hatschek als Protaxonia bezeichnet wurden. Während die Spongien sich mit dem Mundpole des Gastrulastadiums festsetzen, erfolgt die Fixierung der Cnidarien mit dem apikalen (animalen) Pole. Der Mund der Hydroiden entspricht dem Blastoporus, während bei jenen Formen, denen ein stomodäales Schlundrohr zukommt, die Schlundpforte dem Urmunde entspricht. Bei den Ctenophoren ist der animale Pol der Hauptachse durch das apikale Sinnesorgan gekennzeichnet (Fig. 35).

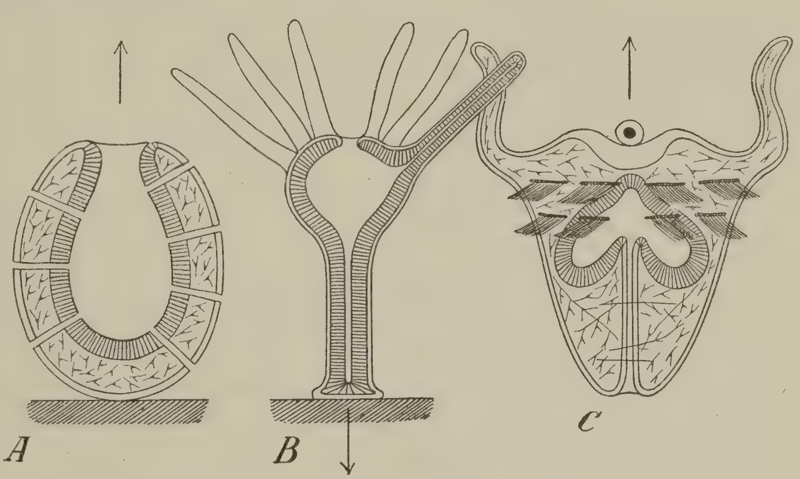


Fig. 35. Schema der drei Grundformen der Coelenterata. *A* der Spongien, *B* der Cnidarier, *C* der Ctenophoren. Aus Hatscheks Lehrbuch. Die Pfeile bezeichnen die Richtung des apikalen Poles der Gastrula.

Alle Organe des Körpers erweisen sich als Differenzierungen der beiden primären Körperschichten, in deren Kontinuität sie meist zeitlebens verbleiben. Daher in der Mehrzahl der Fälle die wichtigsten Differenzierungen als histologische Umbildungen dieser epithelialen Körperschichten gebildet werden. Wir finden dementsprechend epitheliale Körpermuskulatur, ein epitheliales Nervensystem und epithelial gelagerte Gonaden. Nur in manchen Fällen zeigen die genannten Systeme eine gewisse Tendenz, sich von ihrem epithelialen Mutterboden zu emanzipieren.

In dem zwischen den beiden primären Keimblättern gelegenen, auf die Furchungshöhle zurückzubeziehenden Spaltraume kommt eine homogene Substanz als Stützlamelle oder Gallerte zur Abscheidung. Indem in letztere vereinzelte Zellen einwandern, kann es zur Ausbildung einer zwischen den primären Schichten gelegenen mesenchymatischen Bindegewebsschicht kommen, die als erster Vorläufer eines mittleren Keimblattes (Mesoderm) zu betrachten ist. In den meisten hierher gehörigen Fällen entstammen die Elemente dieses Mesenchyms dem Ektoderm. Wir sprechen dann von einem *Ektome-*

soderm, worunter eine mesodermale Schicht ektodermalen Ursprungs zu verstehen ist.

Diese mesodermale Lage ist im allgemeinen, gegenüber dem plastischen Reichtum der beiden primären Körperschichten, arm an Differenzierungen. Doch können in ihr Skelettkörper zur Entwicklung kommen. Die höchste Entwicklung erlangt sie bei den Ctenophoren unter reichlicher Produktion einer mesenchymatischen (den übrigen Coelenteraten fehlenden) Muskulatur.

Als Eigentümlichkeiten der Spongien seien erwähnt: daß hier eine Scheidung von Ektoderm und Mesoderm, eine Trennung von oberflächlichem Körperepithel und darunter liegender Mesenchymschicht kaum durchführbar erscheint, da beide zu sehr ineinander übergehen, und daß ferner die Geschlechtsprodukte nicht zu Gonaden vereinigt, sondern regellos im Mesenchym verstreut gefunden werden.

Fügen wir noch hinzu, daß unter den Coelenteraten der Radiärtypus des Baues sehr verbreitet ist. Wenn wir geneigt sind, in diesem Verhalten etwas Ursprüngliches zu erkennen, so ist nicht zu vergessen, daß in allen Tiergruppen die festsitzende Lebensweise eine Tendenz zur Entwicklung radiärsymmetrischer Gestaltung befördert.

III. BILATERIEN IM ALLGEMEINEN.

Wenn wir den Kreis der Coelenteraten verlassend zur Betrachtung der höher entwickelten Metazoen fortschreiten, so stehen wir zunächst vor der Tatsache, daß die den Pflanzentieren meist zukommende monaxone bzw. radiärsymmetrische Gestaltungsweise einem bilateral-symmetrischen Bauplane Platz gemacht hat. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle können wir bei den höheren Metazoen an dem Gegensatze von Dorsal- und Ventralseite, an der gegen eine Medianebene spiegelbildlich orientierten Anordnungsweise der Organe den Bilateraltypus leicht erkennen. Abweichungen von dem letzteren können nach zwei Richtungen stattfinden: es kann durch ungleichmäßige Ausbildung der beiden Körperhälften eine asymmetrische Gestaltung hervorgehen, wie bei den meisten Schnecken, oder aber es kann, wie dies bei den Echinodermen (Seeigeln, Seesternen usw.) in Erscheinung tritt, der ursprünglich den Larvenformen zukommende Bilateraltypus sekundär durch eine scheinbare radiäre Symmetrie (meist fünfstrahlig entwickelt) ersetzt werden. Auch hier wahrscheinlich im Anschlusse an festsitzende Lebensweise entstanden, muß diese Radiärsymmetrie der Echinodermen, welcher sich nicht sämtliche Organe des Körpers einfügen, als eine sekundäre Erwerbung betrachtet werden.

Entwicklung der Bilateralität.

Eine Erinnerung an den primären monaxonen Bau der Urformen erhält sich nur in den ersten Entwicklungszuständen der Bilaterien. Selten zeigt schon das Ei, zeigen die Furchungsstadien deutlich bilateral-symmetrischen Bau, wie bei den Insekten und den Cephalopoden. Wenn wir auch nicht außer acht lassen dürfen, daß die Eier der meisten Bilaterien, wie sich aus der Richtung der ersten Furchungsspindel, aus dem Zusammenfallen der ersten Teilungsebene

mit der späteren Medianebene ergibt, eine unserem Erkennen nicht oder kaum wahrnehmbare, bilateral geordnete Intimstruktur besitzen, so müssen wir doch anerkennen, daß im grob-morphologischen Aufbau der Embryonen frühester Stadien meist von Bilateralität nichts zu erkennen ist. Das Ei, die Furchungs- und die Entwicklungsstadien, oft bis zum Gastrulastadium, zeigen monaxonen Bau und es erfordert feinere Untersuchungen, eine genaue Vergleichung der relativen Blastomerengröße, eine exakte Verfolgung der Richtung der einzelnen Teilungsspindeln, um den Übergang vom ursprünglich gegebenen Radiärtypus zu später kenntlich werdender Bilateralität festzulegen. Der Moment dieses Überganges tritt bei verschiedenen Formen zu verschiedenen Entwicklungszeiten ein: sehr frühzeitig, wie wir durch E. B. Wilson und Cerfontaine wissen, bei *Amphioxus*, später in der Entwicklung der *Anneliden*- und *Molluskentrochophora*, bei welcher der ursprünglich erkennbare Spiraltypus der Furchung meist erst im Stadium von 64 Zellen bilateral angeordneten Teilungen Platz macht.

Wir sehen, wie allmählich Bilateralität im Entwicklungsgeschehen zum Ausdrucke kommt. Anfänglich nur als Intimstruktur (Driesch) des Eiplasmas vorhanden und durch Pigmentverteilung im Amphibieneie sich kennzeichnend, macht sie sich später in der Anordnungsweise der Blastomeren geltend und tritt in der Folge durch Veränderungen, welche die erste primäre Organanlage, den Urdarm, betreffen, deutlicher zutage.

Auf diese Veränderungen der primären Darmanlage sei zunächst unser Augenmerk gerichtet. Sie führt zur Scheidung in zwei große Gruppen, ein Versuch systematischer Anordnung der mannigfaltigen Typen der Bilaterien auf entwicklungsgeschichtlicher Basis, der durch Goette und Grobben begründet wurde.

Entwicklung des Darms.

Aus dem Urdarm des Gastrulastadiums geht die epitheliale Innenwand eines Teiles des definitiven Darmkanales der Tiere hervor: des *Mesenterons* oder Mitteldarmes (*ms* Fig. 36C und D) mit seinen verschiedenartigen Adnexen meist drüsiger Natur (Mitteldarmdrüse, Leber, Pankreas usw.). Ein vorderer und hinterer Abschnitt der epithelialen Darmwand entstammt dem Ektoderm. In ähnlicher Weise, wie wir bei *Anthozoen* und *Ctenophoren* ein von Ektoderm ausgekleidetes Schlundrohr auftreten sahen, entwickeln auch die Bilaterien einen vorderen, zwischen Mund und Schlundpforte gelegenen, ektodermalen Abschnitt des Darmkanals (*st* Fig. 36), das *Stomodaeum* (Vorderdarm) und auf gleiche Weise kommt bei jenen Bilaterien, welche eine als After bzw. Kloake zu bezeichnende hintere Ausmündung des Darmkanals besitzen, ein ektodermaler Endabschnitt des Darmes, ein *Proktodaeum* (*pr* Fig. 36D) oder Enddarm, zustande.

Schicksal des Blastoporus bei den Protostomia

Mit diesen Umbildungen der Darmanlage sind wichtige Lageveränderungen des Ganzen verknüpft. In der Entwicklung der *Trochophora* (der Larvenform der *Anneliden* und *Mollusken*) hat das Gastrulastadium anfangs noch monaxonen Bau (Fig. 36A Fig. 37A), in manchen Details sich zu vierstrahliger Radiärsymmetrie hinneigend. Der animale Pol ist durch ein ektodermales Sinnesorgan mit Wimperschopf (Scheitelplatte *sp* in Fig. 37A) gekennzeichnet, wäh-

rend den gegenüberliegenden vegetativen Pol der Hauptachse der anfangs ziemlich weit geöffnete Blastoporus (Urmund *bp* in Fig. 36A und 37A) einnimmt. Der Äquator des Embryos wird von einer Wimperzone (Prototroch *pt*) einge-

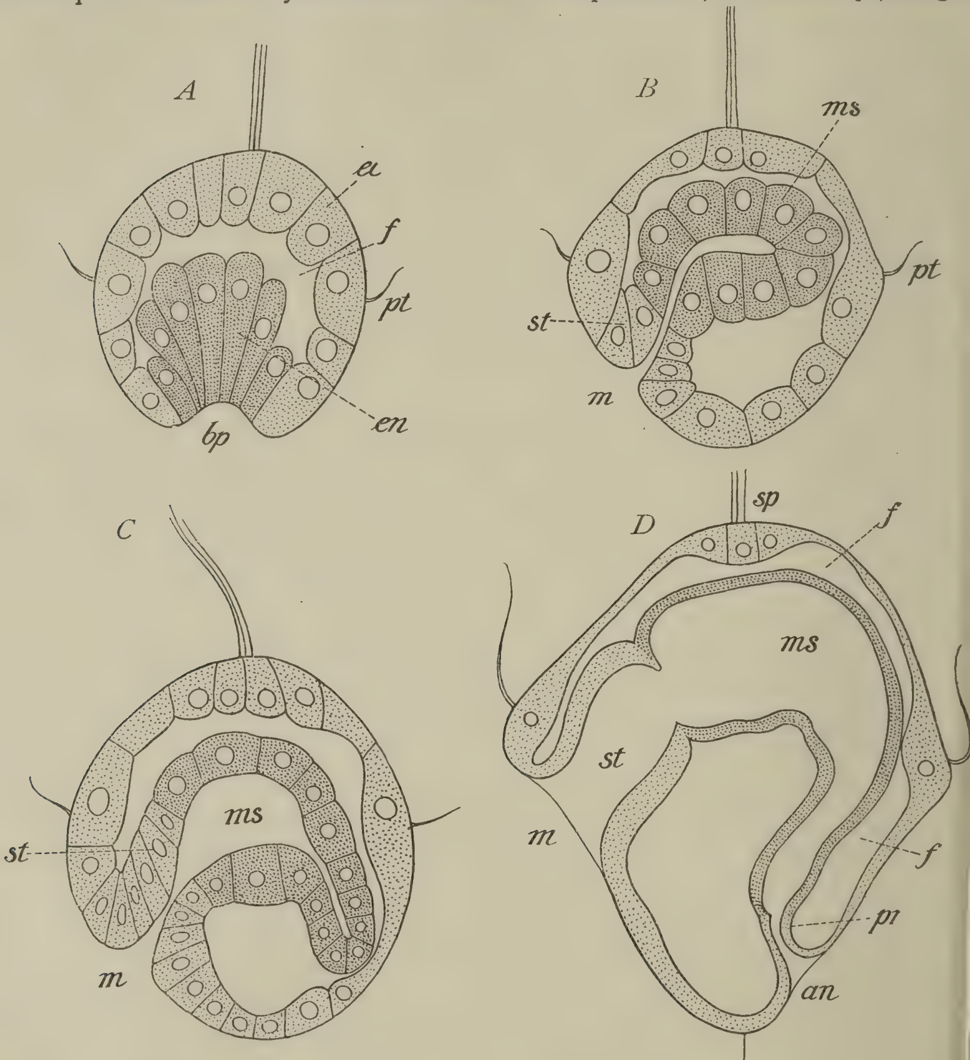


Fig. 36. Vier Entwicklungsstadien einer Anneliden-Trochophora, im Medianschnitt, Ansicht von der linken Körper seite. Nach HATSCHEKS Untersuchungen an Eupomatus; die Bilder sind durch Weglassung der Mesodermgebild schematisch vereinfacht. *A* Gastrulastadium, vgl. Fig. 3 auf S. 179, *B*, *C* spätere Stadien, *D* junge Trochophor vgl. Fig. 6 auf S. 182. *an* After, *bp* Urmund (Blastoporus und Urdarmhöhle), *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *f* primär Leibeshöhle (der Rest der Furchungshöhle), *m* Mund, *ms* Mitteldarm (Mesenteron), *pr* Enddarm (Proktodaeum *pt* Wimpern des praeoralen Wimperkranzes, *sp* Scheitelplatte, *st* Vorderdarm (Stomodaeum).

nommen. Der Blastoporus wandert, sich allmählich verengernd, immer meh an einer Körperseite gegen den Wimpergürtel empor (Fig. 37), und gerät so a die Stelle der späteren Mundöffnung (*m* in Fig. 36). Die Verengerung des Ur mundes vollzieht sich durch seitliche Aneinanderlagerung seiner Ränder (Fig 37 C und D), und zwar in der Richtung von hinten nach vorne, d. h. vom vege tativen gegen den animalen Pol zu, so daß schließlich nur die vorderste Urmund

partie als verengte Lücke erhalten bleibt, während sich hinten die Verwachsungsnaht (Gastrularaphe *gr*, Fig. 37 D) anschließt. Die Körperseite, an welcher der Blastoporus emporwandert, wird zur späteren Ventralseite des Tieres.

Während dieser allmählichen Verengerung und Verlagerung des Urmundes wird durch Einbiegung der ektodermalen ihn umgebenden Ränder ein neuer stomodäaler Darmabschnitt (*st* Fig. 36B) hinzugebildet: die Anlage des ektodermalen Oesophagus der Larve. In ähnlicher Weise entsteht in späteren Stadien am hinteren Körperende dem apikalen Wimperschopf gegenüber durch Ektodermeinstülpung ein kurzer Endabschnitt des Darmkanals (das Proktodaeum *pr* Fig. 36D), welches durch sekundäre Verwachsungsprozesse an die übrige Darmanlage angeschlossen wird.

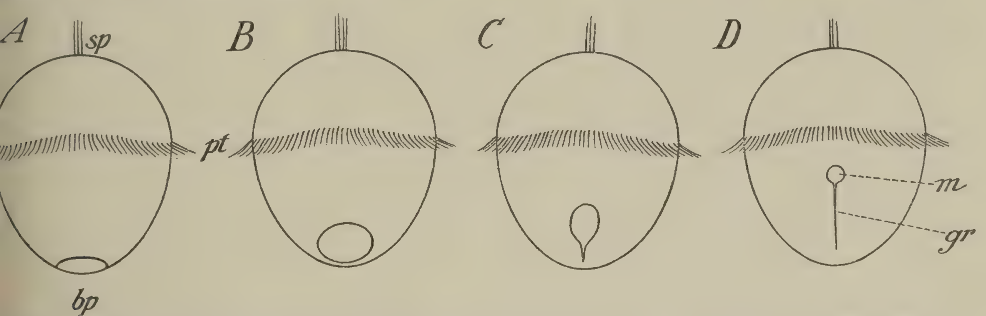


Fig. 37. Vier Entwicklungsstadien einer Anneliden-Trochophora, schematisch zur Darstellung des Verschlusses und der Verlagerung des Urmundes (Blastoporus). Ansicht von der Ventralseite. *bp* Urmund der Gastrula (Blastoporus), vgl. Fig. 36 *A*, *gr* Gastrularaphe, d. i. Verwachsungsnaht der Blastoporuslippen, *m* Lage der definitiven Mundöffnung, *sp* Scheitelplatte mit Wimperschopf, *pt* praeoraler Wimperkranz oder Prototroch. Vgl. auch die Figuren 6 und 36.

Wir fügen hinzu, daß es sich hier um die Entwicklung eines *Anneliden* handelt. Die geschilderten Entwicklungsstufen liefern eigentlich nur den Kopf des späteren Ringelwurmes. Der ganze segmental gegliederte Rumpf wird durch eine Art von Knospung hinten hinzugebildet (siehe Fig. 45).

Insoweit das Schicksal des Blastoporus in Frage kommt, ergibt sich, daß jene Körperseite zur Ventralseite wird, an welcher der Abstand zwischen apikaler Scheitelplatte und dem Urmundrande am meisten verkürzt wurde. Diese Verkürzung könnte durch eine Verlagerung des apikalen Sinnesorganes in gleicher Weise erzielt werden, wie durch ein Wandern des Urmundes. Wenn es nun auch nicht in Abrede gestellt werden soll, daß in manchen Fällen, so besonders bei jenen Molluskenembryonen, denen eine sog. Kopfblase zukommt, tatsächlich eine ventrale Verlagerung der Scheitelplatte zu beobachten ist, so muß doch anerkannt werden, daß die Beziehungen des apikalen Zentrums zum äquatorialen Wimpergürtel stabilere sind als die des Urmundes. Die Wanderung des Urmundes ist hauptsächlich auf einen Prozeß reger Zellproliferation im Bereiche der dorsalen Körperseite zurückzuführen. Dem Ektoderm des Embryos ist zwischen Prototroch und hinterem Körperende eine Zellgruppe eingefügt, welche, als „somatische Platte" sattelförmig dem Körper aufliegend, dazu bestimmt ist, das spätere Rumpfektoderm des Annelids zu liefern. Auf der ihr innewohnenden Wachstumstendenz beruht im wesentlichen die geschilderte Verlagerung des Blastoporus.

Die Gastrularaphe (*gr* Fig. 37 D) der Anneliden entspricht der ganzen zwischen Mund und Afteröffnung sich hinziehenden ventralen Zone. Der Rest des Blastoporus erhält sich als Schlundpforte. Es ist demnach bei den hierher zu rechnenden Formen die spätere Körperlängsachse der ursprünglichen Gastrulaachse deshalb nicht zu vergleichen, weil der hintere Pol derselben von verschiedenen Organbildungen eingenommen wird. Während die Primärachse der Gastrula vom animalen Pol zum Blastoporus zieht, hat im ausgebildeten Annelid der Urmund eine Verlagerung nach der Ventralseite erlitten. Die Körperlängsachse zieht nun vom Scheitelpole zur hinten meist terminal gelegenen Analöffnung. Man hat daher wohl auch von einer Knickung der Primärachse gesprochen und die *Bilaterien* als *Heteraxonia* den Protaxonia gegenübergestellt. Die einzige Ausnahme unter allen Bilaterien macht *Balanoglossus*, bei welchem merkwürdigen Wesen sich die Primärachse als spätere Körperlängsachse erhält.

Wir bezeichnen jene Bilaterien, bei denen die Schicksale des Blastoporus den geschilderten vergleichbar sind (ventrale Verlagerung des Urmundes und Beziehung desselben zur Mundöffnung bzw. zur Schlundpforte), mit Grobben als *Protostomia* und rechnen hierher die Typen der Vermes, der Arthropoden, der Mollusken und der in ihrer Entwicklung so eigenartigen Tentaculaten.

Schicksal des Blastoporus bei den Deuterostomia.

In einer zweiten großen Gruppe tierischer Formen sind die Schicksale des Urmundes wesentlich andere. An einem Gastrulastadium von *Echinus microtuberculatus* (Fig. 38 A), einem vieluntersuchten Seeigel, zeigt der Medianschnitt, daß die bilaterale Symmetrie des Körpers sich — abgesehen von Verhältnissen der Mesenchymzellenverteilung und anderem — dadurch ausdrückt, daß eine der Scheitelplatte vergleichbare Ektodermverdickung (*sp*), hier als Akron bezeichnet, ventralwärts verlagert ist. Bald drückt sich die Bilateralität durch die in der Seitenansicht dreieckig erscheinende Körpergestalt deutlicher aus (Fig. 38 B). Während der Urdarm, anfangs noch gerade gestreckt, sich gegen die Ventralseite einkrümmt (Fig. 38 B), wird er durch Einschnürungen in drei Abschnitte (hier als Oesophagus (*oe*), Magen (*mg*) und Intestinum (*i*) oder Dünndarm bezeichnet) gegliedert. Der Blastoporus (*bp*) erhält sich verengt als Analöffnung (*an*). Ein Proktodaeum wird nicht entwickelt. Die Mundöffnung kommt zustande, indem die vorderste, anfangs blind geschlossene Darmpartie mit einer kleinen, als Mundbucht (*m* Fig. 38 B) zu bezeichnenden Ektodermeinsenkung verwächst. Der Urmund hat hier keine Beziehungen zur späteren Mundöffnung. Aus ihm geht die Afteröffnung hervor, welche bei den *Protostomia* eine sekundäre Neubildung war.

Die Formen der Chaetognathen, der Enteropneusten, der Echinodermen und der mächtige Stamm der Chordatiere (Tunikaten, Acranier und Vertebraten) folgen diesem zweiten Typus. Wir vereinigen sie unter dem Namen *Deuterostomia* (Grobben)[1]. Erwähnt sei, daß der Blastoporus der Chordaten eine Verlagerung nach der Dorsalseite erkennen läßt. Sämtliche Deuterostomia erweisen sich (mit der einzigen erwähnten Ausnahme von Balanoglossus) als

[1]) Vgl. diesbezüglich die systematische Tabelle pag. 185.

Heteraxonia, insofern auch bei ihnen die spätere Körperlängsachse nicht der primären Gastrulaachse entspricht.

Die höhere Organisationsstufe der Bilaterien ist vor allem durch den Umstand gekennzeichnet, daß Organe oder Organsysteme, welche wir bei den Coelenteraten als Differenzierungen der beiden primären Körperschichten vorfanden, aus der Kontinuität dieser epithelialen Lagen herausgelöst zu größerer Selbständigkeit gelangen. Das Zentralnervensystem, bei allen Bilaterien im wesentlichen ektodermalen Ursprungs, behält nur bei wenigen Formen die primäre epitheliale Lagerung bei, so bei Sagitta, bei Phoronis, manchen Brachiopoden, Nemertinen und Anneliden, ferner in den Echinodermengruppen der Crinoiden und Asteriden. Meist löst es sich von der Haut ab und gerät in tiefere Körperschichten. Von epithelialer Körpermuskulatur der primären Keimesschichten finden sich bei den Bilaterien nur vereinzelte Spuren. Die Gonaden sind durchweg selbständig geworden. Alle diese Bildungen geraten in jenen Raum zwischen oberflächlichem Körperepithel und Darmwand, den wir auf die Furchungshöhle zurückführen konnten und als primäre Leibeshöhle bezeichneten. Hier sei nur ein Blick auf die allgemeinen Prinzipien dieser Sonderung, auf die Art und Weise, durch welche die primäre Leibeshöhle mit Geweben und Organbildungen erfüllt wird, geworfen. Wir unterscheiden:

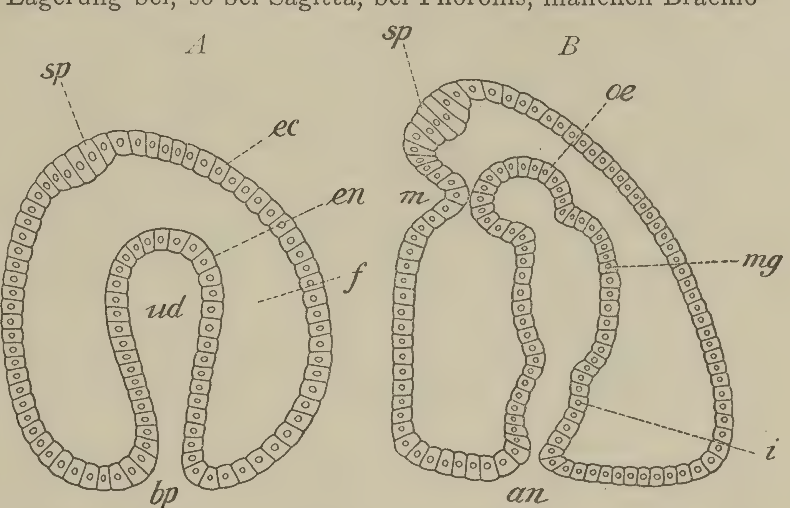


Fig. 38. Zwei Entwicklungsstadien eines Seeigels (Echinus microtuberculatus) im schematisierten Medianschnitt. Ansicht von der linken Körperseite. Alle Mesodermgebilde sind weggelassen. *A* Gastrulastadium, *B* etwas älteres, sog. Prismenstadium (im Anschlusse an HERMANN SCHMIDT). *an* After, *bp* Blastoporus oder Urmund, *ec* äußeres Keimblatt oder Ektoderm, *en* inneres Keimblatt oder Entoderm, *f* primäre Leibeshöhle, *i* Dünndarm (Intestinum), *m* Mundbucht, *mg* Magen, *oe* Oesophagus, *sp* Scheitelplatte, hier als Akron bezeichnet, *ud* Urdarm.

Typen der Sonderung.

1. Zelleinwanderung. Dieser Prozeß trat uns schon bei den Coelenteraten entgegen, bei denen durch Einwandern von Ektodermzellen ein mesenchymatisches Füllgewebe gebildet wurde (Fig. 27 S. 202). Es erhält sich dies Ektomesoderm in der Trochophora als larvaler Mesoblast. Im übrigen spielt diese Erinnerung an früheste Zustände bei dem Aufbau der Bilaterien eine geringfügige, man kann sagen, verschwindende Rolle. Man hat in der Entwicklung der Deuterostomia, z. B. bei den Echiniden, nie etwas als Ektomesoblast zu Deutendes beobachtet. Dagegen kann Zelleinwanderung vom inneren Keimblatt ausgehend zu mesenchymatischen Bildungen entodermalen Ursprungs

Veranlassung geben (Fig. 39), wie bei den eben erwähnten Echinodermen. Schließlich geraten die beiden wichtigen Urmesodermzellen, die sog. Polzellen der Mesodermstreifen (*ms* in Fig. 43), deren Bedeutung unten zu erörtern sein wird, durch Einwanderung zwischen die beiden primären Körperschichten.

2. Delamination oder Abspaltung. Dieser Fall tritt uns entgegen, wenn an einem mehrschichtigen Epithel eine different gewordene tiefere Zellschicht von der oberflächlichen Lage, die dann mit den übrigen nicht veränderten Partien des Epithels im Zusammenhang bleibt, einfach abgelöst wird. Es wird das Zentralnervensystem vieler Bilaterien durch Delamination von seinem Mutterboden, dem Ektoderm, abgetrennt (Fig. 40).

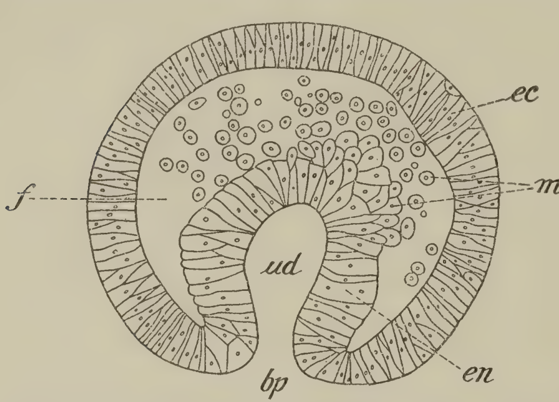


Fig. 39. Gastrulastadium eines Haarsternes (Antedon rosaceus). Nach SEELIGER. *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *bp* Urmund (Blastoporus), *ud* Urdarmhöhle, *f* primäre Leibeshöhle, *ms* einwandernde Mesenchymzellen. Die Figur zeigt, wie durch Einwanderung von Zellen der Urdarmwand die primäre Leibeshöhle (*f*) mit einer mesenchymatischen Gewebsschicht erfüllt wird.

3. Abfaltung liegt dann vor, wenn eine Epithelfalte oder eine epitheliale Einstülpung durch Verwachsung ihrer Ränder von dem betreffenden Epithel, welches die Einstülpung gebildet hat, abgeschnürt wird (Fig. 41). Durch diese Abschnürung wird die Falte zu einem Rohre (Fig. 41 B), die Einstülpung zu einem Säckchen umgebildet und gleichzeitig der in dem Mutterboden vorhandene Defekt verschlossen. Die Trennung des Urdarms vom Blastoderm unter Verschluß des Blastoporus im Falle der Bildung einer Einstülpungsgastrula kann als Beispiel der Abschnürung eines Säckchens gelten. In der Gruppe der Chordaten wird das Zentralnervensystem durch Abfaltung vom Ektoderm getrennt. Den Chordatieren, welchen wir die Manteltiere, den primitiv veranlagten Amphioxus und die umfangreiche Gruppe der Vertebraten zurechnen, kommt ein röhrenförmiges Nervensystem zu, dessen Anlage als Medullarrohr bezeichnet, durch einen Einfaltungsprozeß vom Ektoderm abgetrennt wird. Durch einen ähnlichen Prozeß der Abfaltung sondert sich bei manchen dieser Formen von der Urdarmwand als ein primärer axialer Skelettstab der Vorläufer der Wirbelsäule, die bekannte Chorda dorsalis.

Wenn wir bisher Fälle ins Auge gefaßt haben, in denen einzelne Organe von den beiden primären Keimesschichten sich lostrennend in die primäre Leibeshöhle rücken: das Zentralnervensystem vom Ektoderm, die Chorda vom Entoderm, so müssen wir die Tatsache ins Auge fassen, daß ein großer Komplex von Organbildungen, welche bei Bilaterien den Raum zwischen Haut und Darmwand erfüllen, sich in der Form einer gemeinsamen embryonalen Uranlage von dem Entoderm loslöst, um sich später durch Differenzierungsprozesse mannigfaltiger Art weiter zu gliedern. Diese gemeinsame Anlage ist das *Mesoderm*. Durch sein Erscheinen wird dem Schichtenbau der Bilaterien eine neue

wichtige, mannigfaltige Organbildungen in sich bergende mittlere Schicht hinzugefügt, welche man als mittleres Keimblatt den beiden ursprünglich vorhandenen Körperschichten: Ektoderm und Entoderm gegenübergestellt hat. Man hat es auch wohl mit Rücksicht auf sein verspätetes Auftreten, auf sein Fehlen bei den einfacheren Formen unter den Coelenteraten als ein sekundäres Keimblatt bezeichnet, während man die beiden ursprünglich vorhandenen und schon im Gastrulastadium gegebenen Schichten als primäre Keimblätter benannte. Durch sein Auftreten sollten auch diese letzteren in ihrem Charakter geändert werden. Aus dem primären Ektoderm geht nun das sekundäre Ektoderm hervor, und ähnliche Betrachtungen gelten auch für das Entoderm, welches durch die Abgliederung des Mesoderms in hervorragendem Maße vereinfacht und entlastet wird. Aus diesem Grunde wurde die epitheliale Auskleidung der Darmhöhle nach Abtrennung des Mesoderms wohl auch mit besonderem Namen nach Goette als Enteroderm (sekundäres Entoderm) bezeichnet. Mesodermbildung.

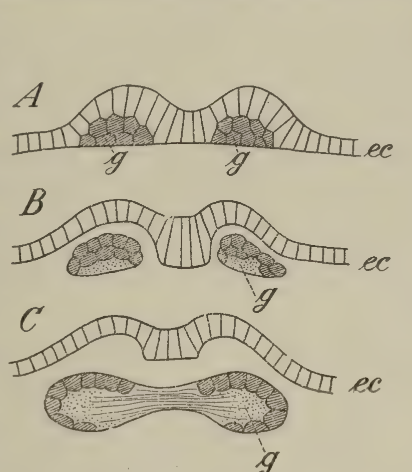


Fig. 40. Schematische Darstellung der Entwicklung des Zentralnervensystems (der Bauchganglienkette) eines Insektenembryos im Querschnitt. Die Bauchganglienkette wird in der Form zweier längsverlaufender Ektodermverdickungen angelegt, welche in *A* bei *gg* querdurchschnitten zu sehen sind. *B* und *C* zeigen, wie diese Anlage sich vom Ektoderm *ec* loslöst. In *C* sind die beiden Ganglienanlagen durch eine quere Kommissur verbunden. Die Sonderung vollzieht sich in diesem Falle durch Delamination.

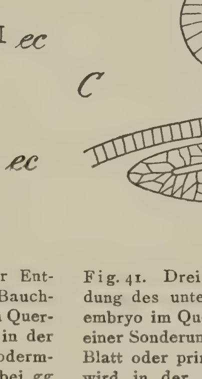


Fig. 41. Drei Stadien der Gastrulation (Bildung des unteren Blattes *ub*) bei einem Käferembryo im Querschnitt. Schema, als Beispiel einer Sonderung durch Abfaltung. Das untere Blatt oder primäre Entoderm dieser Insekten wird in der Form einer längsverlaufenden Rinne mit verdicktem Boden (sog. Mittelplatte *m*) angelegt, welche in Fig. *A* querdurchschnitten zu sehen ist. Indem die Ränder dieser Rinne (*r r*) sich erheben und miteinander verwachsen (Fig. *B*), wird die Rinne zu einem Rohre geschlossen und in die Tiefe versenkt (Fig. *C*). Sie wird auf diese Weise vom Ektoderm *ec* abgelöst.

Schon bei den Coelenteraten fanden wir vielfach eine zwischen Ektoderm und Entoderm eingeschobene mittlere Körperschicht: das Ektomesoderm, von welchem sich, wie erwähnt, in den Entwicklungszuständen der Bilaterien, vor allem in der Trochophora, Spuren erhalten haben. Das eigentliche Mesoderm der Bilaterien ist entodermalen Ursprungs. Man müßte es demnach, um diese seine Entstehungsweise anzudeuten, wohl präziser als *Entomesoderm* bezeichnen. Da aber dieser Ausdruck auch in anderem Sinne (als gemeinsame Anlage von Enteroderm und Mesoderm vor ihrer Trennung, also gleichbedeutend mit primärem Entoderm) im Gebrauche ist und da das Ektomesoderm der Bilaterien, vielfach vollständig fehlend und in anderen Fällen frühzeitig verschwin-

dend, von verhältnismäßig geringer Bedeutung ist, so dürfte es sich empfehlen, für die mittlere Körperschicht der Bilaterien den alt hergebrachten Terminus Mesoderm einfach beizubehalten, wobei wir nicht aus dem Auge verlieren, daß wir hierunter mesodermale Bildungen entodermalen Ursprungs zusammenfassen.

Das Mesoderm drängt bei seinem Anwachsen ein etwa vorhandenes Ektomesoderm (larvaler Mesoblast) bis zu seinem Verschwinden vor sich her. Es liefert später alle bindegewebigen und mesenchymatischen Strukturen des Körpers, die Anlage der Stammes- und Darmmuskulatur, das Blut und das Blutgefäßsystem, die Nieren und die Geschlechtsorgane.

Die Entwicklungsweise des Mesoderms, die Art seiner Abgliederung vom primären Entoderm ist entsprechend den unendlich mannigfaltigen Verhältnissen der Keimesentwicklung der Bilaterien naturgemäß eine sehr verschiedene. Hier sollen nur zwei weitverbreitete Typen derselben ins Auge gefaßt werden:

1. Die Mesodermbildung durch Abfaltung (Fig. 42). Dieser Typus wurde durch Kowalevsky und O. Hertwig für *Sagitta* festgestellt, und er findet sich in zahlreichen anderen Fällen, welche meist der Gruppe der Deuterostomia zugehören. Unter den Protostomia zeigen sich nur bei den Tentaculaten Andeutungen dieser Bildungsweise. Bei *Sagitta* folgt auf das durch Einstülpung entstandene Gastrulastadium (Fig. 42 A) ein Entwicklungszustand, in welchem die Darmanlage durch das Auftreten zweier von vorne her eindringender Falten (*ft*) eine dreilappige oder kleeblattförmige Gestalt (Fig. 42 B) erhält. Durch weiteres Vorwachsen dieser Falten (Fig. 42 C) trennen sich allmählich zwei seitliche Säckchen von der Darmanlage, bis sie sich schließlich vollständig abschnüren. Wir können von einer Divertikelbildung des Urdarms, von einem vorübergehenden Zustand sprechen, der an das Gastrovascularsystem der Coelenteraten erinnert und vielfach mit ihm verglichen wurde. Die beiden seitlichen Säckchen stellen die Mesodermanlage von Sagitta dar. Der in ihnen enthaltene Hohlraum (*c*) wird als *Coelom* (sekundäre Leibeshöhle) bezeichnet. Da es sich hier um Abgliederung von Hohlräumen handelt, welche ursprünglich mit der Darmanlage verbunden waren, so wurde dieser Typus der Mesodermbildung auch als *Enterocoelbildung* bezeichnet. Die Zellen des Mesoderms bilden hier, epithelial angeordnet, die Wand der beiden Coelomsäcke. Das Coelom der Bilaterien, wie immer es auch entstanden sein mag, ist stets, zum Unterschied von der primären Leibeshöhle, mit Epithel ausgekleidet.

2. Die teloblastische Mesodermbildung (Fig. 43). Bei vielen Bilaterien, so besonders bei dem schon mehrfach erwähnten Trochophoratypus, tritt die Mesodermanlage ungemein frühzeitig in Erscheinung, und zwar in der Form einer einzigen, durch bestimmte Merkmale gekennzeichneten Zelle, welche ursprünglich an der Grenze von Ektoderm und Entoderm, und zwar im dorsalen Teile des Blastoporusrandes gelegen, bald in den Raum zwischen beiden Keimschichten, in die primäre Leibeshöhle einwandert (Fig. 43 A). Während sie diese Verlagerung erfährt, teilt sie sich durch das Auftreten einer mit der Medianebene zusammenfallenden Teilungsebene in zwei gleich große, nun bilateralsymmetrisch angeordnete Tochterzellen (Fig. 43 B), welche die

bekannten *Urmesodermzellen* oder Polzellen der Mesodermstreifen darstellen (*ms* in Fig. 43 C).

Wir müssen es uns versagen, auf die für viele Fälle nun schon befriedigend aufgeklärte erste Entstehung der erwähnten Mutterzelle der Mesodermanlage näher einzugehen. Sie wird in den Schriften, welche die durch Abstammung

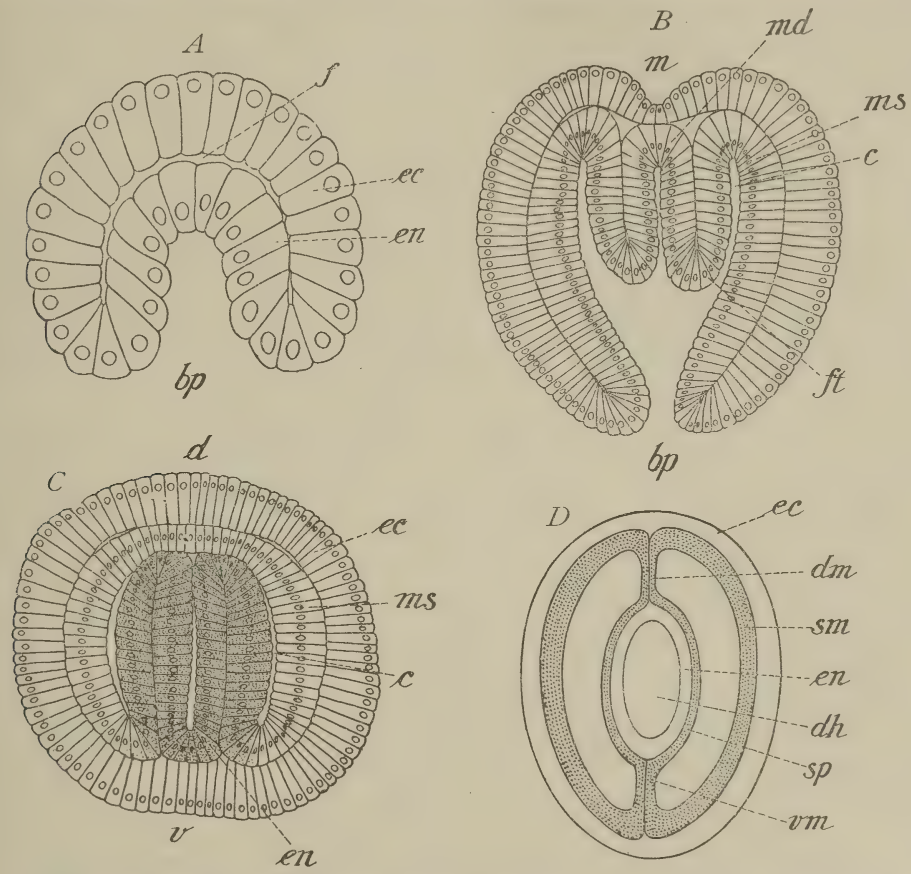
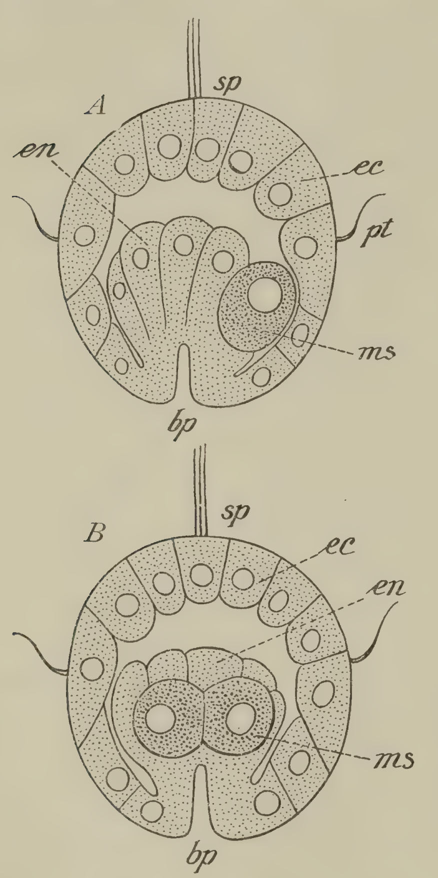


Fig. 42. Vier Entwicklungsstadien des Pfeilwurmes (Sagitta). Schematisch nach O. Hertwig. *A* Gastrulastadium im Längsschnitt, *B* späteres Stadium im Längsschnitt, *C* optischer Querschnitt durch eine Larve von Sagitta, *D* Querschnitt durch eine junge Sagitta. Die Stadien zeigen die Ausbildung zweier mesodermaler Säcke, welche seitlich den Raum zwischen Darm und äußerer Haut einnehmen. *bp* Urmund (Blastoporus), *c* sekundäre Leibeshöhle oder Coelom, *d* dorsal, *dh* Darmhöhle; *dm* dorsales Mesenterium, *ec* äußeres Keimblatt oder Ektoderm *en* inneres Keimblatt oder Entoderm, *f* primäre Leibeshöhle (Rest der Furchungshöhle), *ft* Falten der Urdarmwand, durch deren Vorwachsen die beiden Coelomsäcke von der Mitteldarmanlage abgetrennt werden, *m* Mundbucht, *md* Mitteldarmanlage, *ms* Mesoderm, d. i. Wand der Coelomsäcke, *sm* somatische Schicht des mittleren Keimblattes, *sp* splanchnische Schicht des mittleren Keimblattes, *v* ventral, *vm* ventrales Mesenterium.

aufeinander zurückführbaren Zellfolgen (cell-lineage der amerikanischen Autoren) im Entwicklungsgeschehen der Anneliden und Mollusken behandeln, als die Zelle 4*d* bezeichnet, wodurch ausgedrückt ist, daß sie dem vierten der im Spiraltypus der Furchung zur Entwicklung kommenden Zellenquartette angehört und im Bereiche dieses Quartettes dem dorsal gelegenen *D*-Quadranten zuzurechnen ist. Wenn wir diese Details hier anklingen lassen, so geschieht es nur, um darauf hinzuweisen, daß das vierte Quartett in seinen übrigen Gliedern

Entodermzellen liefert, wodurch die Zugehörigkeit der primären Mesodermzelle zum primären Entoderm festgestellt erscheint.

Die beiden Urmesodermzellen (die Tochterzellen der Zelle 4*d*, *ms* in Fig. 43 B) erzeugen durch wiederholte Zellknospung zwei Reihen kleinerer Tochterzellen (*ms'* in Fig. 43 C), welche sich an der Ventralseite des Keimes streifenförmig anordnen. So entstehen die beiden *Mesodermstreifen*. Durch Zellver-



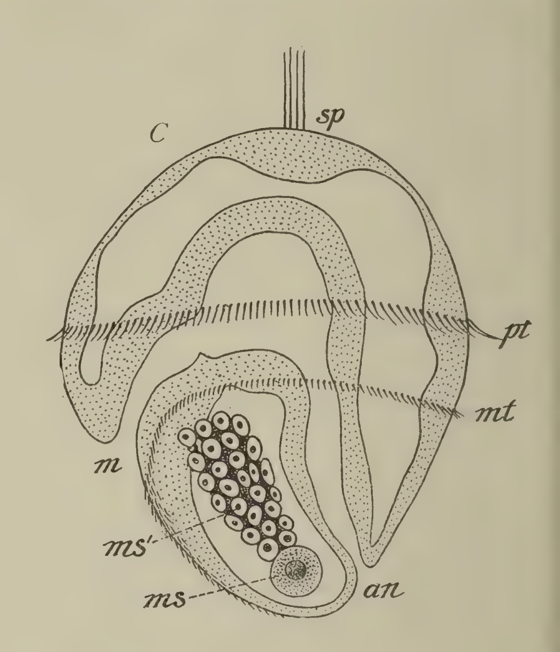


Fig. 43. Mesodermbildung an einer Anneliden-Trochophora. Vgl. Fig. 6 und Fig. 36. *A* und *B* Gastrulastadium. Nach Hatschek. *A* Medianschnitt, Ansicht von der linken Seite, *B* Ansicht von der Dorsalseite. *C* kombiniertes Schema einer Trochophora, Ansicht von der linken Seite. *an* After, *bp* Urmund (Blastoporus), *ec* äußeres Keimblatt (Ektoderm), *en* inneres Keimblatt (Entoderm), *m* Mund, *ms* Urmesodermzellen, *ms'* Mesodermstreifen, *mt* Metatroch (postoraler Wimperkranz), *pt* Prototroch (praeoraler Wimperkranz), *sp* Scheitelplatte.

mehrung zu vielzelligen Streifen geworden, stellen sie ursprünglich eine solide Zellmasse dar, in welcher später durch Spaltung die Anlage der sekundären Leibeshöhle, des Coeloms, entsteht (Fig. 61). Wenn das Coelom aufgetreten ist, ordnen sich die Mesodermzellen zu einem diesen Hohlraum umschließenden Epithel an. Das Endresultat des Entwicklungsvorganges ist schließlich dasselbe wie bei der Enterocoelbildung. Es entstehen auch hier paarige, von mesodermalem Epithel (Mesepithel oder Mesothel) umkleidete Coelomsäckchen.

Die teloblastische Mesodermbildung verhält sich zur Mesodermbildung durch Abfaltung so, wie die Entodermbildung durch polare Einwanderung (vgl. S. 197) sich zur Bildung einer Einstülpungsgastrula verhält.

Es sei erwähnt, daß einzelne Zellen der mesodermalen Anlage, in die primäre Leibeshöhle einwandernd zur Bildung von Mesenchymgewebe Veranlassung

geben können. Auf diese Weise entstehen die Bindesubstanzen des Körpers, die mesenchymatische Muskulatur der Darmwand und das Blutgewebe.

Können wir die beiden auseinandergehaltenen Typen der Mesodermbildung irgendwie aufeinander zurückführen? Mit Rücksicht auf den Umstand, daß im Gastrovascularsystem der Coelenteraten etwas Vergleichbares gegeben ist, werden wir geneigt sein, die Enterocoelbildung als den ursprünglichsten Typus anzusehen. Die Bildung von Urmesodermzellen könnte als eine Verlegung der Mesodermbildung in früheste Stadien der Ontogenie aufgefaßt und so betrachtet werden, wie wenn es sich um die Bildung zweier nur je aus einer Zelle bestehender, gewissermaßen zusammengeschrumpfter Urdarmdivertikel handelte.

Als gemeinsame, die Bilaterien von den Coelenteraten trennende Merkmale traten uns entgegen: die Entwicklung einer neuen, auf die primäre Gastrulaachse nicht zurückführbaren Körperlängsachse, das Auftreten bilateraler Symmetrie, die Entstehung eines entodermalen, in Mesenchym und Coelomepithel gegliederten Mesoderms, das Vorhandensein mesodermaler Gonaden und mesodermaler Körpermuskulatur, sowie der Besitz besonderer Exkretionsorgane.

IV. VERMES. WÜRMER.

Der Begriff der „Würmer", der schwer zu umgrenzen und vom Standpunkte strengerer wissenschaftlicher Systematik kaum haltbar ist, mag hier nur als populärer Sammeltypus gelten. Seit den Zeiten Grubes, der im Jahre 1850 auf die Schwierigkeiten, diese Gruppe als systematische Einheit zu charakterisieren, hinwies und dem 1877 Lankester folgte, haben bis auf unsere Tage die Versuche nach natürlicherer Anordnung der Formen, nach Aufstellung besser begründeter Gruppen angedauert. Man mag auf die den Würmern zukommende und sie von den Coelenteraten trennende Bilateralität des Körperbaues, auf die meist mehr langgestreckte, nicht selten dorsoventral abgeflachte Körpergestalt, auf ihre kriechende Lebensweise aufmerksam machen und im Anschluß an letztere in dem Besitz eines sog. „Hautmuskelschlauches" ein gemeinsames Merkmal der gesamten Gruppe statuieren, immer wird man es hier mit Charakteren zu tun haben, die zum Teil nicht allen hierherzuzählenden Formen zukommen, zum Teil auch anderen Formen, die wir mit gutem Grunde aus dem Verwandtschaftskreise der Vermes ausschließen, eigentümlich sind. So sei beispielsweise erwähnt, daß ein eigentlicher Hautmuskelschlauch den *Rotatorien*, die man mit Rücksicht auf ihre Beziehungen zur *Annelidentrochophora* den Würmern zurechnen muß, fehlt, während *Balanoglossus*, eine Form, die wir von den Würmern trennen und zu den *Echinodermen* in Beziehung bringen, durch Körpergestalt, Bewegungsform und durch den Besitz eines Hautmuskelschlauches sich den Würmern nähert.

Es muß erwähnt werden, daß bei den niederen Formen der Würmer (Turbellarien, Rotiferen), sowie bei den Jugendzuständen der höheren Formen Wimperbewegung für die Lokomotion noch stark in Frage kommt. Sie schließen sich an die *Ctenophoren* an, die ja mittels Wimperapparaten schwimmen.

Der „Hautmuskelschlauch", welcher für die kriechende Vorwärtsbewegung der Würmer als Hauptapparat zu gelten hat, besteht in der innigen Verbindung, in welche die Körpermuskulatur als tiefere Schicht zur oberflächlichen Hautschicht tritt (vgl. Fig. 49 *mu*). Wenn letztere, häufig durch Cuticularbildungen verstärkt, gewissermaßen das Skelettsystem dieser Formen repräsentiert, so kommt die darunter gelegene und mit ihr innig verwachsene Muskelschicht als bewegendes Stratum hinzu. Es sei erwähnt, daß diese Muskellage meist in mehrere Schichten zerfällt (Ringmuskellage, Längsmuskelschicht usw.) und daß die Längsmuskellage gewöhnlich nicht vollständig kontinuierlich sich unter der Haut ausdehnt, sondern häufig in gesonderte längsverlaufende Züge (dorsaler und ventraler Körperlängsmuskel, Fig. 58 B *md* und *mv*) zerfällt. Immerhin ist für die Würmer im allgemeinen die Anordnung der Körpermuskulatur in mehr kontinuierlichen Schichten, das Fehlen oder Zurücktreten einzelner gesonderter Muskelgruppen festzuhalten.

Wir betreten gesicherteren Boden, wenn wir von einer Betrachtung der Würmer als systematischer Einheit absehen und zu einer Scheidung dieses Stammes in zwei Untergruppen, die man als *Scolecides* (niedere Würmer) und *Annelides* (Ringelwürmer oder höhere Würmer) bezeichnet, fortschreiten.

Unsere Vorstellungen von der Art und Weise, wie sich die Würmer aus dem Stamme der Coelenteraten hervorgebildet haben, werden sich stets auf eine Betrachtung der Entwicklungsweise der Würmer, auf einem Studium ihrer Jugendzustände und Larvenformen aufzubauen haben. Schon oben hatten wir Gelegenheit, dieses Gebiet zu streifen. Es mag als dienlich erscheinen, wenn wir die Betrachtung der Würmer mit einer Beschreibung eines in den theoretischen Auseinandersetzungen der letzten Jahrzehnte vielfach herangezogenen Jugendzustandes, der sog. *Trochophoralarve* (Fig. 36, 43, 44 und 45) der *Anneliden* einleiten. Man kann aussprechen, daß im Trochophoratypus eine Jugendform vorliegt, welche in geheimnisvoller, für uns noch nicht völlig klar zu durchschauender Weise Beziehungen zu den verschiedensten Stämmen der Bilaterien andeutet. Die Trochophora ist zunächst die typische Larvenform der *Anneliden* und *Mollusken*. Aber auch die Jugendformen anderer Stämme des Tierreiches: der *Brachiopoden* und *Bryozoen*, ja selbst die Larve von *Balanoglossus*, die eigenartige *Tornaria*, scheinen Anklänge an den Trochophoratypus zu besitzen. Hier beschäftigt sie uns zunächst als ein Entwicklungsstadium der Würmer, als ein Jugendzustand, aus dessen einfacher Beschaffenheit der zusammengesetztere Bau der ausgebildeten Formen abzuleiten ist. Es mag auffallen, daß wir die Betrachtung der Würmer mit der Beschreibung einer Jugendform einleiten, die in typischer Entwicklung sich nur bei den höheren Würmern, den *Anneliden*, vorfindet. Die freischwimmenden Larven mancher mariner *Scoleciden*, wie die Müllersche Larve der Turbellarien, die Pilidiumlarve der Nemertinen, lehnen sich nur in entfernterer Weise an den wohlcharakterisierten Trochophoratypus an. Unser Vorgehen mag gerechtfertigt erscheinen durch die Überlegung, daß wir den Scoleciden auch die Rotatorien oder Rädertierchen zurechnen, die im ausgebildeten Zustande der Trochophora nahestehen, und daß die neueren

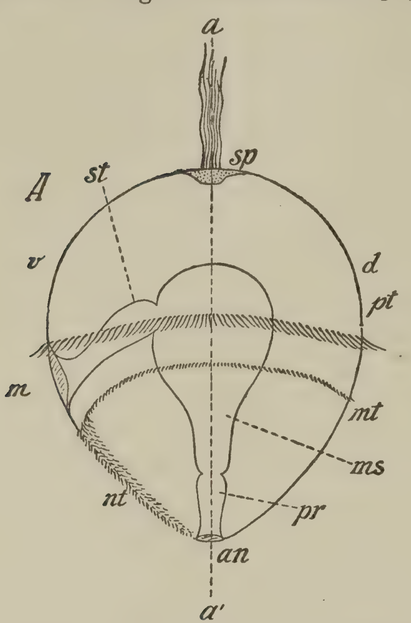
Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Turbellarien und Nemertinen eine weitgehende Übereinstimmung mit der Entwicklung der Anneliden und Mollusken ergeben haben. Wie Surface für die Turbellarien, Ch. B. Wilson, E. B. Wilson, Zeleny und andere für Nemertinen nachgewiesen haben, finden wir hier in dem Spiraltypus der Furchung, in der Art der Entwicklung eines ektodermalen Mesenchyms, in der Hervorbildung der teloblastisch erzeugten Mesodermstreifen typische, der Annelidenentwicklung sich annähernde Züge.

Die *Trochophora* der Anneliden (Fig. 44) erinnert in ihrer Gestalt an eine kleine Rippenqualle (Fig. 30), etwa an eine jener kleinen *Cydippiden*, welche im Plankton des Meeres so häufig gefunden werden. Hier wie dort eine Annäherung an die Gestalt eines Ballons. Beide Formen stimmen auch darin überein, daß ihr Scheitelpol von einem mächtigen apicalen Sinnesorgan (*sp*) eingenommen ist und daß sie sich durch Wimperbewegung im Wasser schwimmend erhalten. In beiden Fällen handelt es sich nicht um eine allgemeine Bewimperung der gesamten Körperoberfläche, wie wir eine solche bei vielen anderen Larvenformen und bei manchen niederen Würmern (Turbellarien) vorfinden, sondern um bestimmt lokalisierte, aber dafür um so mächtiger entwickelte Wimperapparate. Wenn bei den *Ctenophoren* (Fig. 30 und 31) acht in Meridianen verlaufende Rippen von Wimperplättchen den Lokomotionsapparat darstellen, so handelt es sich bei der Trochophora (Fig. 44) um gürtelförmig angeordnete Wimperzonen (Troche). Vor allem fällt an der Trochophora eine bewimperte äquatoriale Zone ins Auge, durch welche der Körper in zwei Hälften geschieden wird. Wir bezeichnen die vordere oder obere Hälfte als Scheitelfeld oder Episphaere, die hintere oder untere als Gegenfeld oder Hyposphaere. Die äquatoriale Wimperzone besteht aus zwei sie begrenzenden Wimperreifen und einer dazwischen liegenden fein bewimperten adoralen Wimperzone. Von den Wimperreifen wird der mächtigere vordere als *Prototroch* (*pt*), auch als Trochus oder präoraler Wimperkranz benannt. Er besteht aus einer Doppelreihe mächtiger Wimperzellen, unter denen sich ein Ringnerv hinzieht. Der hintere Wimperreifen wird als *Metatroch* (*mt*), Cingulum oder postoraler Wimperkranz bezeichnet. Zur Vervollständigung der Schilderung der Bewimperung der Larve sei hinzugefügt, daß sich nicht selten ein hinterer in der Nähe des Afters gelegener Wimperkranz, *Paratroch* oder präanaler Wimperkranz (*HWR* in Fig. 45c) vorfindet, daß das apicale Sinnesorgan einen mächtigen, als Steuerruder, vielleicht auch zur Sinnesperzeption dienenden Wimperschopf trägt und daß sich an der Bauchseite der Larve vom Munde bis zur Afteröffnung eine bewimperte Furche (Neurotrochoid nach Eisig, *nt* Fig. 44), hinzieht.

Bau der Trochophora.

Wie sich schon aus der letztgemachten Angabe ergibt, ist die Trochophora deutlich bilateral-symmetrisch gebaut (Fig. 44 B und C). Die Hauptachse zieht von dem apicalen Sinnesorgan (*sp*), der *Scheitelplatte*, zu dem entgegengesetzten Körperende, an welchem sich die Afteröffnung (*an*) vorfindet. Sie entspricht der Körperlängsachse des aus der Trochophora hervorgehenden Wurmes (Fig. 45c). Daher bezeichnen wir den Scheitelpol der Hauptachse als

den vorderen, den Afterpol als den hinteren Pol der Larve. Die Bauchseite wird durch das Vorhandensein der ebenerwähnten Neurotrochoidfurche und durch die Lage der Mundöffnung (Fig. 44 *m*, 45 *O*) gekennzeichnet. Letztere



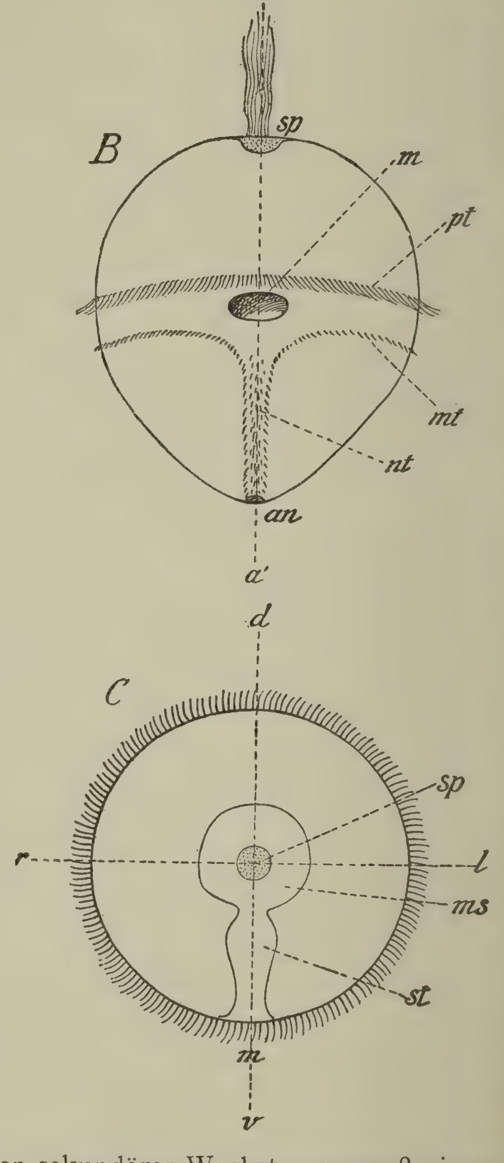


Fig. 44. Schematische Darstellung der Trochophoralarve eines marinen Ringelwurmes. Im Anschlusse an HATSCHEK. Vgl. Fig. 43 *C* und Fig. 45 *A*. *A* Ansicht von der linken Körperseite, *B* Ansicht von der Ventralseite, *C* Ansicht vom Scheitelpole. In *A* und *C* schimmert von den inneren Organen der Darm durch. *a—a'* Hauptachse, *an* After, *d* dorsal, *l* links, *m* Mund, *ms* Mitteldarm oder Mesenteron, *mt* postoraler Wimperkranz oder Metatroch, *nt* ventrale Flimmerrinne oder Neurotrochoid, *pr* Hinterdarm oder Proctodaeum, *pt* praeoraler Wimperkranz oder Prototroch, *r* rechts, *sp* apicales Sinnesorgan oder sog. Scheitelplatte, *st* Vorderdarm oder Stomodaeum, *v* ventral.

findet sich in der adoralen Wimperzone zwischen präoralem und postoralem Wimperkranz.

Wie sich aus der Trochophora der spätere Ringelwurm, das ausgebildete Annelid, hervorbildet (Fig. 45), soll an anderer Stelle behandelt werden. Hier sei nur erwähnt, daß eigentlich der ganze Körper des Wurms durch einen sekundären Wachstumsprozeß, einem Knospungsvorgang vergleichbar, hinten in der präanalen Region hinzugebildet wird. Wie wir durch die neueren Untersuchungen von Woltereck wissen, fällt der größte Teil der Trochophora bei der Umbildung in den späteren Wurm einem weitgehenden Auflösungs- oder Zerstörungsprozeß anheim, und nur gewisse Organe der Trochophora werden in den Körper des definitiven Wurmes übernommen. Es ergibt sich hieraus, daß wir an der Trochophora larvale Or-

gane, die dem Untergang gewidmet sind, von definitiven zu unterscheiden haben. Es werden aus der Trochophora in das ausgebildete Annelid übernommen:

1. die Scheitelplatte, welche die Anlage des Kopflappens des Wurmes darstellt;
2. die ebenerwähnte Knospungszone der präanalen Region als Anlage des Wurmrumpfes, welcher wir auch die Mesodermstreifen als Coelomanlage anzuschließen haben;
3. der Darmkanal, welcher aber auch in seinen vorderen Abschnitten einer teilweisen Auflösung und Rekonstruktion unterliegt;
4. gewisse Teile des Nervensystems und der Muskulatur.

Der Darm der Trochophora, im Inneren bewimpert, hat einen bogenförmigen Verlauf, indem er von der zwischen Prototroch und Metatroch ventral gelegenen Mundöffnung (Fig. 36D) beginnend, dem terminal hinten sich findenden After zustrebt. Er besteht aus drei genetisch verschiedenen Teilen: Stomodaeum (*st*), Mesenteron (*ms*) und Proctodaeum (*pr*). Von diesen ist, wie erwähnt, das Mesenteron aus dem Urdarm des Gastrulastadiums hervorgegangen, während Stomodaeum und Proctodaeum sekundär als Ektodermeinstülpungen hinzugebildete Darmabschnitte sind. Das Stomodaeum, der vorderste Darmabschnitt, wird hier als Schlund (Pharynx) bezeichnet. Ihm schließt sich das retortenförmige Mesenteron an, aus zwei Abschnitten bestehend: einem vorderen erweiterten Magen und einem hinten sich anfügenden trichterförmig verengten Intestinum, welches meist ohne deutliche Grenze in das kurze Proctodaeum (Enddarm) übergeht.

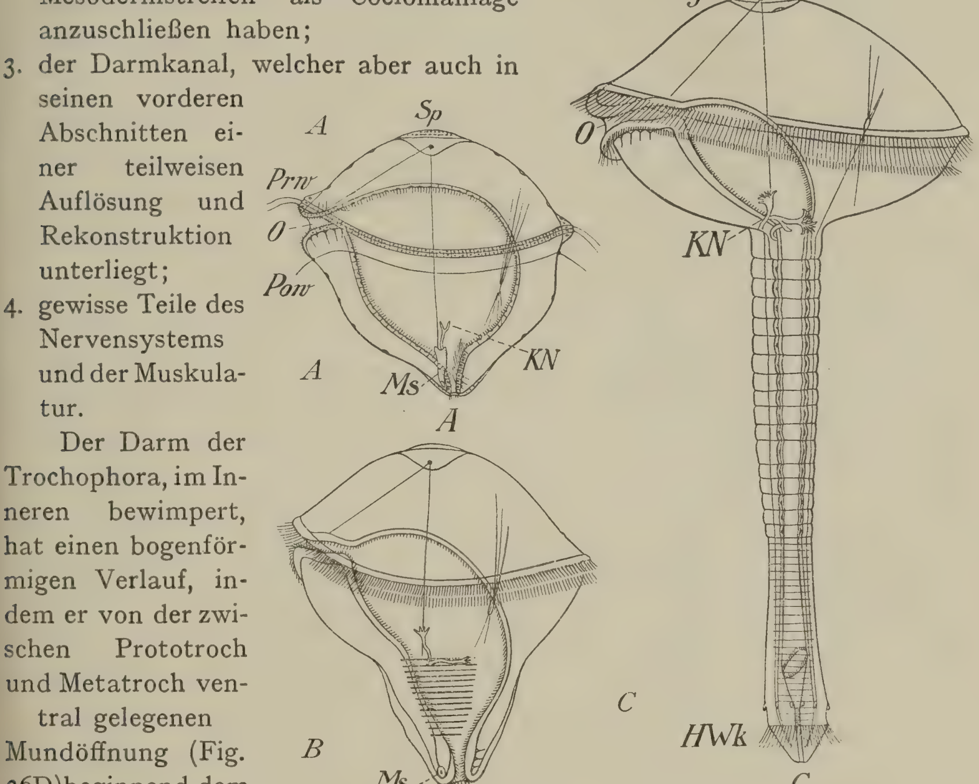


Fig. 45. Larvenstadien eines Ringelwurms. Polygordius nach HATSCHEK aus GROBBENS Lehrbuch. *A* Trochophorastadium, *Sp* Scheitelplatte mit Augenfleck, *Prw* praeoraler Wimperkranz (Prototroch), *O* Mund, *Pow* postoraler Wimperkranz (Metatroch), *A* After, *Ms* Mesodermstreifen, *KN* Protonephridium (Exkretionsorgan). *B* Metatrochophora. An der Kopfniere hat sich noch ein zweiter Schenkel entwickelt. *C* älteres Stadium. Der Rumpf erscheint wurmförmig gestreckt und in zahlreiche Metameren gegliedert. *HWk* hinterer Wimperkranz (sog. Paratroch), *Af* Augenfleck, *F* Fühler.

Zwischen Darmwand und äußerer Haut dehnt sich ein mit Gallerte erfüllter Raum aus, den wir seinem Ursprunge nach auf die Furchungshöhle zurückführen und als primäre Leibeshöhle bezeichnen. In ihm finden sich Bindegewebszellen und Muskelzellen, ein larvales Mesenchym ektodermalen Ursprunges darstellend.

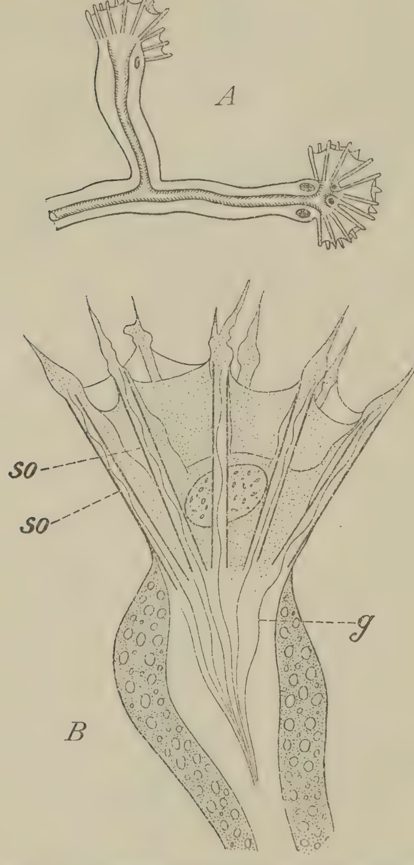


Fig. 46. *A* Exkretionsorgan (Protonephridium) der Trochophora von Polygordius. Nach Hatschek. *B* ein Endköpfchen desselben vergrößert. Nach Goodrich aus Meisenheimer. *g* Geißeln, *so* Solenocytenröhrchen.

Das Nervensystem hat eine epitheliale, resp. subepitheliale Lage. Als Hauptzentrum tritt uns in der Scheitelplatte (Fig. 44 *sp*) eine epitheliale Nervensinnesplatte entgegen, in welcher wir die Anlage des Oberschlundganglions des Wurmes erkennen. Hier finden wir als Sinnesapparate: zwei Tentakelanlagen (*F* Fig. 45 C, Primär- oder Apicaltentakel), zwei (oder vier) Augen (*Af* Fig. 45C) und zwei laterale als Geruchsorgan zu deutende Flimmergruben.

Von dem Ganglion der Scheitelplatte strahlen in radiärer Richtung acht Nerven aus, von denen zwei besonders mächtige als Anlage der Schlundcommissur zu deuten sind. Sie erstrecken sich bis an das Hinterende der Larve, wo sie an die in den Rumpfkeimen sich entwickelnde Anlage der Bauchganglienkette sich anfügen. Außerdem findet sich ein larvaler subepithelial gelegener Plexus von Ganglienzellen mit von ihnen ausgehenden verzweigten und netzförmig verbundenen feinsten Ausläufern.

Als Exkretionsorgane der Trochophora finden wir ein Paar von feinen bewimperten Röhrchen (Fig. 45 *Kn*), welche an der Ventralseite der Hyposphaere ausmünden. Diese larvalen Nieren werden wohl auch als Protonephridien bezeichnet. In gewissen Fällen besitzen sie Verzweigungen, deren innere, gegen die primäre Leibeshöhle gerichtete Enden mit eigentümlichen köpfchenartigen Endgebilden blind endigen (Fig. 46). Wir finden in diesen Endköpfchen eine wechselnde Zahl von sog. Solenocyten, d. i. Zellen, die in ihrem Inneren einen gestreckten Kanal oder ein Röhrchen bergen, in welchen sich eine lange, an dem Ende des Röhrchens befestigte Geißel wellig bewegt (*so* Fig. 46).

Den Organbildungen der Trochophora gehören endlich auch die Mesodermanlagen des definitiven Rumpfabschnittes an. Je nach dem Entwicklungsstadium finden wir in der Nähe des Enddarms ventralwärts die paarigen Urmesodermzellen, oder von diesen produzierte paarige Mesodermstreifen (Fig. 43), an denen man vielfach bereits die erste auftretende Spur segmentaler Gliede-

rung und die in den Segmenten sich ausbildenden Coelomhöhlen erkennen kann (Fig. 61).

Zu den wesentlichsten Zügen der Trochophora ist zu rechnen, daß es sich bei ihr um eine primitive Wurmform handelt, bei welcher der Raum zwischen Hautschicht und Darmwand eine primäre Leibeshöhle ist, in der wir neben larvalem Bindegewebe und Muskulatur noch zwei Organanlagen vorfinden: ein Excretionsorgan von der Ausbildungsstufe des Protonephridiums (bewimperte Kanälchen mit blinden Enden, die sich durch charakteristische Terminalkörperchen kennzeichnen) und die in den Mesodermstreifen enthaltene Anlage der Coelomhöhlen.

Mit ein paar Worten sei es gerechtfertigt, wenn wir in der Trochophora eine Form erblicken, die sich in gewissen Beziehungen an die Ctenophoren anlehnt. Nach dieser Richtung deutet zunächst, wie wir eingangs erwähnten, der Besitz eines komplizierten apicalen Sinnesapparates, von welchem acht Radiärnerven ausstrahlen. Auch in der hier nicht näher erörterten Anordnung des larvalen subepithelialen Gangliennetzes und der larvalen Muskulatur ist eine Hinneigung zu vierstrahlig radiärer Symmetrie nicht zu verkennen (Janowsky). Noch deutlicher weisen nach dieser Richtung gewisse Züge der ersten embryonalen Entwicklung der Trochophora, auf welche wir hier nicht näher eingehen können. Der Furchungsablauf (cell-lineage) der Anneliden ist neuerdings durch die Untersuchungen von E. B. Wilson, Child, Mead, Treadwell, Woltereck und anderen bis in die genauesten Details verfolgt. Diese Untersuchungen lassen erkennen, daß der Embryo in seinem Aufbau, in der Anordnung der Furchungskugeln, in dem Vorhandensein der so merkwürdigen Kreuzfigur der Episphaere usw. deutliche Spuren vierstrahliger Radiärsymmetrie erkennen läßt. Besonders sei erwähnt, daß die erste Anlage des Prototrochs aus vier interradial gelegenen gesonderten Partien, die später miteinander verschmelzen, gebildet wird.

Entwicklung der Trochophora.

Wenn wir in kurzem auf die ersten Entwicklungsvorgänge der Trochophora zu sprechen kommen, so sei erwähnt, daß die Furchung der Anneliden in manchen Fällen eine mehr äquale, in anderen eine deutlich inäquale ist. Sie weist immer den für viele Gruppen der Wirbellosen (so auch für die Mollusken) charakteristischen Spiraltypus auf. Es wird eine Coeloblastula mit meist kleiner Furchungshöhle gebildet. Die Gastrula kann durch Invagination der Zellen der vegetativen Hälfte (Fig. 36 A) oder durch Epibolie gebildet werden. Frühzeitig macht sich als Ectodermverdickung am animalen Pole die Anlage der Scheitelplatte bemerkbar und ebenso frühzeitig erkennt man die ersten Spuren der äquatorialen Prototrochanlage (Fig. 36). Der Blastoporus liegt ursprünglich der Scheitelplatte gegenüber in der Mitte der Hyposphaere; wie sich während seines allmählichen Verschlusses eine Lageveränderung bemerkbar macht, so daß der Mund als Blastoporusrest schließlich an der Ventralseite bis zum Prototroch emporrückt, wurde oben geschildert. Wir müssen aber nicht bloß den Mund (resp. die Schlundpforte) als Blastoporusrest betrachten. Aus dem Blastoporus geht auch eine mediane (im Neurotrochoid verlaufende Verwachsungsnaht, Gastrularaphe) und die Afteröffnung hervor.

Aus dem Darm der Gastrula wird der Magen und Dünndarm (Intestinum) gebildet, Oesophagus und Enddarm sind sekundär durch Ectodermeinstülpungen hinzugebildet.

Das larvale Mesenchym ist ein Ectomesoderm. Es entstammt gewissen Ectodermzellen, welche frühzeitig in die Furchungshöhle (primäre Leibeshöhle) einwandern. Auch in dieser Hinsicht schließt sich die Trochophora an die Coelenteraten und insbesondere an die Ctenophoren an, bei denen ja auch das Mesenchym durch einwandernde Ectodermzellen geliefert wird. Die erste Anlage des Protonephridiums ist vielleicht noch nicht mit aller wünschenswerten Sicherheit festgestellt. Aus den Angaben von Woltereck und Shearer ist zu schließen, daß auch die Anlage dieses larvalen Organes dem Ectoderm zuzurechnen ist.

Von der Entwicklung der Mesodermstreifen (Fig. 43) haben wir schon oben gesprochen. In frühen Stadien trennen sich vom Entoderm zwei bilateral symmetrisch gelegene Zellen ab, welche ursprünglich dem dorsalen Blastoporusrande angehören. Es sind die beiden Urmesodermzellen oder Polzellen des Mesoderms, welche durch successive Teilung eine Anzahl kleinerer Zellen liefern, die rechts und links in streifenförmiger Anordnung als ,,Mesodermstreifen" zu erkennen sind. Ursprünglich verlaufen diese Mesodermstreifen von der Dorsalseite gegen die Ventralseite, also dem Prototroch parallel. Bei der später erfolgenden Verlagerung des Urmundes erleiden auch die Mesodermstreifen eine Lageveränderung. Sie werden nun als Ganzes mehr gegen die Ventralseite verlagert und gleichzeitig senkrecht aufgerichtet. Es liegen dann die beiden Urmesodermzellen ventralwärts von der inzwischen zur Ausbildung gekommenen Afteröffnung, während die Mesodermstreifen rechts und links von der ventralen Mittellinie gegen den Prototroch emporsteigen.

A. Scoleciden. Niedere Würmer.

Wir rechnen zu den *Scoleciden* alle jene Würmer, welche mit der Trochophora in dem einen Punkte übereinstimmen, daß sich zwischen Darmwand und äußerer Hautbedeckung ein Raum befindet, welcher zeitlebens die Merkmale der primären Leibeshöhle beibehält. Dieser Raum, in welchem sich die Muskel, die Excretionsorgane und die Geschlechtsorgane vorfinden, kann in verschiedener Weise erfüllt erscheinen. Er kann von einem mesenchymatischen Bindegewebe (Parenchym) eingenommen sein (Fig. 49), so daß sich zwischen allen inneren Organen dies Füllgewebe ausbreitet. Nur gelegentlich beobachtet man bei diesen parenchymatösen Formen flüssigkeitserfüllte Bindegewebslücken (Fig. 49 *l*), die dann als Schizocoel (scheinbares Coelom oder Pseudocoel) anzusprechen wären. Bei anderen Formen tritt die Entwicklung der mesenchymatischen Gewebe mehr in den Hintergrund. Hier erscheint uns dann die primäre Leibeshöhle von einer wäßrigen Flüssigkeit erfüllt, während die Reste mesenchymatischen Gewebes, hauptsächlich durch die Körpermuskulatur vertreten, mehr gegen die Haut verdrängt erscheinen (Fig. 52 und 54).

Ein echtes Coelom scheint diesen Formen vollständig zu fehlen, und infolgedessen fehlt den hierher zu rechnenden Formen auch jene Schicht der Darm-

wand, welche als Splanchnopleura bezeichnet wird. Dementsprechend ist auch eine eigentliche Darmmuskulatur höchstens andeutungsweise entwickelt. Bei der Trochophora konnten wir in den paarigen Mesodermstreifen die Coelomanlagen angedeutet erkennen. Nach einer von vielen Forschern derzeit vertretenen Hypothese hätten wir bei den *Scoleciden* in den Geschlechtsorganen (Gonaden), die uns hier in der Form von selbständig nach außen mündenden Säcken oder Schläuchen entgegentreten, das Homologon der Coelombildungen der höheren Würmer zu erblicken (*g* in Fig. 49, 52 und 54).

Die Mannigfaltigkeit der Formen, die wir zu den *Scoleciden* rechnen, ist eine ungemein große. Aus dieser in zahlreiche einzelne Stämme auseinanderfahrenden Vielheit seien hier nur einige markante Typen ausgewählt. Als parenchymatöse Formen treten uns die *Plattwürmer* (*Platodes* oder *Platyhelminthes*) entgegen, während die *Rädertierchen* (*Rotatoria* oder *Rotifera*) und die Rundwürmer (*Nematodes* oder *Nemathelminthes*) zu jenen Gruppen gehören, welche eine flüssigkeitserfüllte primäre Leibeshöhle besitzen.

Zu den allgemeinen Charakteren der *Scoleciden* ist ferner zu rechnen, daß ihre Excretionsorgane den Typus der Protonephridien aufweisen, d. h. bewimperte Kanälchen mit nach innen geschlossenen terminalen Endorganen (*n* in Fig. 51), und daß ihnen ein Blutgefäßsystem fast immer fehlt.

a) Platodes, Plattwürmer.

Die Plattwürmer führen ihren Namen von der Gestalt ihres Körpers, die in vielen Fällen etwa der eines Lorbeerblattes ähnelt (Fig. 47), mit flacher Bauch- und Rückenfläche. Wenn wir von den zahlreichen hierher zu rechnenden Formen absehen, deren Bau infolge parasitärer Lebensweise mehr oder weniger modifiziert ist (wie dies bei den Saugwürmern und Bandwürmern der Fall ist), so tritt uns der Grundtypus dieser Formen in charakteristischester Weise in der Gruppe der *Strudelwürmer* oder *Turbellarien* entgegen, die meist als eine recht ursprüngliche Wurmgruppe betrachtet wird. Als scheinbar primitive Merkmale treten uns entgegen: die Körperoberfläche ist allgemein und gleichmäßig bewimpert, und Flimmerbewegung spielt in der Lokomotion dieser meist im Wasser lebenden, schwimmenden und kriechenden Wesen eine bedeutende Rolle. Ein besonderer Enddarm und eine Afteröffnung ist noch nicht zur Entwicklung gekommen. Der Mund (Fig. 47 *s*), welcher hier sonach auch zur Ausfuhr der unverdaulichen Nahrungsreste dienen muß, zeigt eine merkwürdige Inkonstanz in bezug auf seine Lage. Zwar gehört er überall der Ventralseite an; während er aber bei den meisten Tieren dem vorderen Körperende genähert erscheint, kann er bei den Turbellarien in der Körpermitte, ja vielfach auch weiter nach hinten verschoben erscheinen. Zu den Merkwürdigkeiten im Bau der Turbellarien und der Platoden überhaupt ist ferner zu rechnen, daß sie in den meisten Fällen hermaphroditische Geschlechtsorgane besitzen. Sie stimmen in dieser Hinsicht mit den Ctenophoren überein.

Der Hautmuskelschlauch besteht von außen nach innen aus folgenden Schichten:

1. Das ectodermale Körperepithel (Fig. 49 *ec*), bei den Strudelwürmern in der Form eines an Drüsenzellen reichen Flimmerepithels entwickelt, vielfach in den sog. „Rhabditen“ eigentümliche, stäbchenartig vorschnellbare Verteidigungsorgane führend;
2. eine bindegewebige derbe Stützlamelle;
3. eine aus mehreren Lagen (Ringmuskel, Diagonalmuskel, Längsmuskelzüge) bestehende Muskelschicht (Fig. 49 *mu*). Im Inneren schließt sich sodann das alle Organe verbindende Körperparenchym (*ms*) an, welches von dorsoventralen Muskelzügen durchsetzt wird, eine Bindegewebsschicht, die bei manchen Formen der Platoden den Charakter des blasigen Bindegewebes annimmt und in welcher nur in gewissen Fällen Bindegewebslücken (*l*) als Pseudocoelräume auftreten.

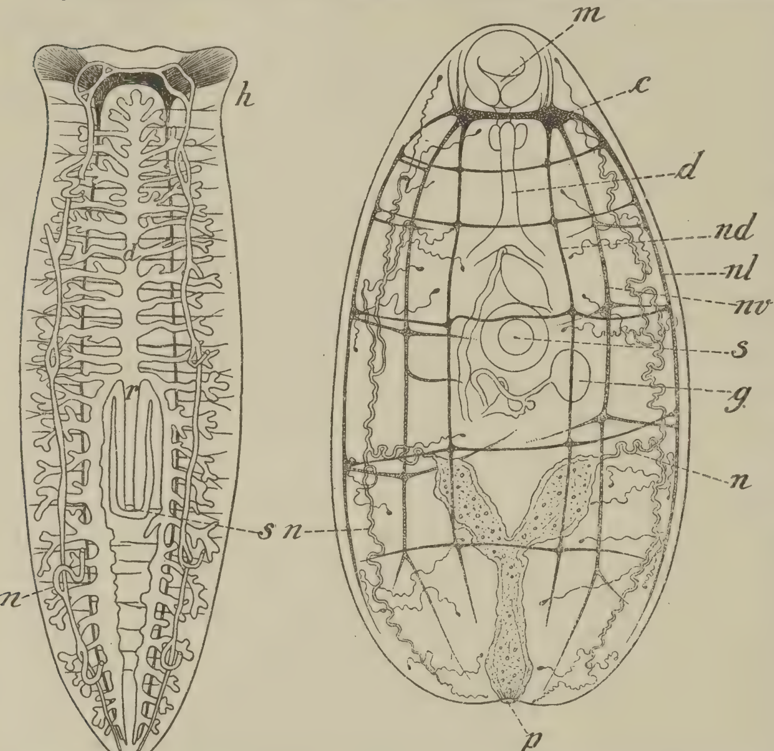


Fig. 47. Abbildung eines Strudelwurms (Dendrocoelum lacteum). Nach GOETTE. *d* Darm, *h* Gehirn, *n* Excretionskanälchen (Protonephridien), *r* Rüssel, *s* Mund.

Fig. 48. Dorsalansicht eines Saugwurmes (Distomum endolobum). Nach LOOS. *c* Gehirn, *d* Darm, *g* Geschlechtsorgane, *m* Mund, *n* Excretionskanälchen, *nd* dorsaler Längsnerv, *nl* lateraler Längsnerv, *nv* ventraler Längsnerv, *s* Bauchsaugnapf, *p* Excretionsporus (Ausmündungsstelle der Excretionskanälchen).

Das Nervensystem hat die ursprüngliche Beziehung zum Ectoderm seiner Lage nach nicht beibehalten. Es findet sich innerhalb des Hautmuskelschlauches im Parenchym (Fig. 49 *vn*) und besteht aus einem meist dem vorderen Körperende genäherten, in zwei lappige Hälften auseinandertretenden Gehirnganglion (*h* Fig. 47), welches mit den Hauptsinnesorganen (Augen, Wimpergrübchen und gelegentlichen Otolithenblasen) in Verbindung steht, und zwei von ihm nach hinten ziehenden ventralen Nervenlängsstämmen. Manche Beobachtungen deuten an, daß es sich in diesen Teilen des Zentralnervensystems nur um höher entwickelte Partien eines ursprünglich der Körperoberfläche anliegenden Nervenreticulums handelt. So finden wir bei den Saugwürmern (Trematoden) nicht selten sechs vom Gehirn (*c*) nach hinten ziehende Längsstämme (Fig. 48 *nv*, *nl*, *nd*), welche durch Queranastomosen untereinander

in Verbindung stehen. Man möchte fast versucht sein, diese multiplen Längsstämme mit den acht Rippennerven der Ctenophoren und den acht Radialnerven der Trochophora in Beziehung zu bringen.

Der Darm besteht aus zwei genetisch verschiedenen Abschnitten. Der Mund führt zunächst in einen ectodermalen Schlund (Pharynx), welcher vielfach komplizierte, rüsselartig vorstülpbare muskulöse Einrichtungen (Schlundkopf) erkennen läßt. An diesen Abschnitt schließt sich sodann der entodermale, hier bei fehlendem After blind endende Mitteldarm an, der in vielen Fällen durch dendritische Ramifikationen (Fig. 47 *d*) den einzelnen Körperpartien die Nährsäfte zuführt (Gastrovascularsystem, vgl. S. 195).

Die Excretionsorgane (Fig. 47, 48 und 49 *n*) bestehen aus zwei seitlich verlaufenden Hauptkanälchen, welche, meist verzweigt, an den blinden Enden der Kanälchen besondere Terminalorgane, die sog. Wimperläppchen, tragen. Letztere bestehen aus einer größeren, keulig geformten Zelle, welche nicht selten durch Ausbildung amoeboider Plasmafortsätze im umliegenden Gewebe verankert erscheint und in ihrem Inneren das blinde Kanalende birgt. In dieses ragt ein von der Zelle ausgehender, in flackernder Bewegung sich befindender Wimperschopf (Wimperflamme) hinein. Ihrem Baue nach stehen diese Terminalzellen den oben (S. 224) erwähnten Solenocyten einigermaßen nahe. Die Art der Ausmündung der bewimperten Hauptkanäle ist eine ungemein mannigfaltige, sowohl was die Lage, als die Zahl der ausführenden Öffnungen (Excretionsporen) anbelangt.

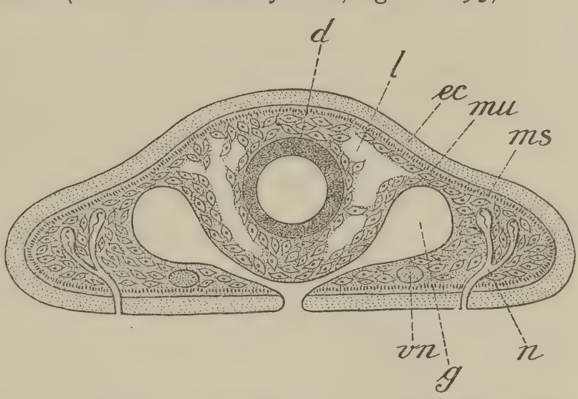


Fig. 49. Schematischer Querschnitt durch einen Plattwurm. *d* Darmkanal, *ec* Ektoderm (Hautepithel) und *mu* Körpermuskelschicht (die Längsmuskel sind querdurchschnitten gezeichnet), *ec* und *mu* bilden den Hautmuskelschlauch, *g* Genitalorgan (Gonade), *ms* Mesenchym, *l* unregelmäßige Lückenräume im Mesenchym (sog. Pseudocoel), *n* Excretionsorgane (Protonephridium), *vn* ventraler Längsnervenstrang im Querschnitt.

Das höchst komplizierte System der Geschlechtsorgane besteht aus zwei getrennten, höchstens durch gemeinsame Ausmündung miteinander zusammenhängenden Abschnitten: dem männlichen und dem weiblichen, von denen jeder wieder die keimbereitenden Säckchen (Hoden im männlichen Geschlechte, Ovarien im weiblichen) und den mit mannigfachen Anhangsapparaten versehenen ausleitenden Kanal erkennen läßt.

Von der vielfach nur ungenügend erkannten Entwicklung der Turbellarien hier nur kurz folgendes. Es wurde bereits erwähnt, daß die Stadien der Furchung und der in ihr sich vollziehenden Sonderung der ersten Keimesanlagen eine bedeutende Übereinstimmung mit der Entwicklungsweise der Anneliden und der Mollusken erkennen lassen. Hier wie dort der merkwürdige Spiraltypus in der Anordnungsweise der Blastomeren. Es wird ein larvales, dem Ectoderm entstammendes Mesenchym gebildet, das aber im Aufbau der ausgebildeten Form

nur eine geringe Rolle spielt. Das mesenchymatöse Parenchym der ausgebildeten Form entwickelt sich aus paarigen Mesodermstreifen, welche von zwei Urmesodermzellen abstammen, die von der Zelle 4*d* der früheren Furchungsstadien geliefert werden. Wir fußen bei diesen Angaben auf einer neueren Untersuchung von F. M. Surface über die Entwicklung von *Planocera inquilina.* Durch diese Ergebnisse werden die Platodes in wesentlicher, früher kaum zu vermutender Weise den Vorstufen der Anneliden genähert.

Die Furchung ist eine totale und inäquale, und dementsprechend vollzieht sich die Gastrulation durch Epibolie. Aus der so nach innen verlagerten Masse der Entodermzellen geht der Mitteldarm (*mn* Fig. 50 B) hervor, während

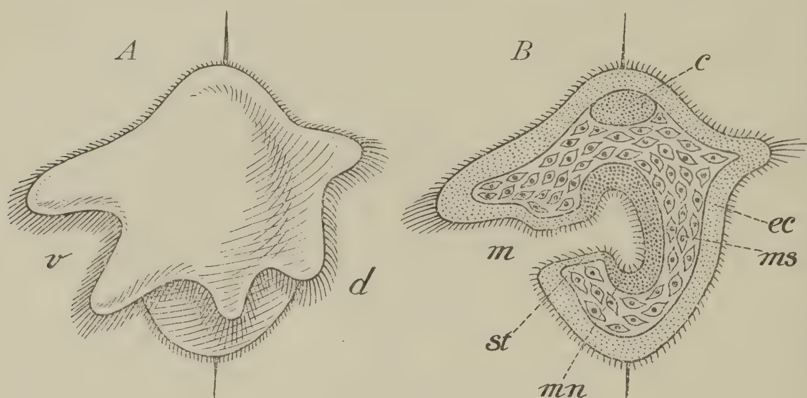


Fig. 50. Sog. Müllersche Larve der Turbellarien, Ansicht von der linken Körperseite. *A* Oberflächenbild, *B* im Durchschnitt (Schema im Anschlusse an LANG). *c* Anlage des Gehirns (Cerebralganglion), *ec* äußere Hautschicht (Ektoderm), *d* dorsal, *m* Mund, *mn* Mitteldarm (Mesenteron), *ms* Mesenchym in der primären Leibeshöhle, *st* Vorderdarm (Stomodaeum), *v* ventral.

der Schlund (*st*) durch eine Einsenkung des Ectoderms produziert wird. Die Excretionsorgane entstammen möglicherweise dem Ectoderm, während die Gonaden wohl als mesodermale Bildungen anzusprechen sind.

Manche freischwimmende Jugendzustände der Turbellarien zeigen eine entfernte Ähnlichkeit mit der Trochophora. Zwar sind sie an der ganzen Körperoberfläche bewimpert, doch macht sich an der sog. *Müllerschen Larve* (Fig. 50) der Polycladen eine äquatoriale Zone bemerkbar, welche, stärker bewimpert, in acht Lappen ausgezogen erscheint. Wir könnten in ihr wohl etwas wie einen modifizierten Prototroch vermuten. Der apicale Pol der Larve, an welchem das Gehirn (*c*) als Ectodermverdickung angelegt wird, ist durch einen steifen Wimperbüschel gekennzeichnet, dem am Gegenpole ein ähnlicher entspricht. Sie bezeichnen das Vorder- und Hinterende der späteren Körperlängsachse.

Wir können die Müllersche Larve jenem Entwicklungsstadium der Trochophora (Fig. 36 C) gleichsetzen, in welchem der Mund nach der Ventralseite verlagert, aber ein Proctodäum und eine Afteröffnung noch nicht zur Entwicklung gelangt ist. Solche Vorstufen der Trochophora hat Hatschek als *Protochula* bezeichnet.

Die Müllersche Larve verwandelt sich in das ausgebildete Turbellar, indem sie eine erhebliche Streckung in der Richtung der Körperlängsachse erfährt, während gleichzeitig die acht bewimperten Anhänge rückgebildet werden.

b) Rotatoria, Rädertierchen.

Die *Rotatorien*, von Ehrenberg, dem unermüdlichen Erforscher der mikroskopischen Lebewelt, noch seiner vielumfassenden Gruppe der Infusoria zugerechnet, wurden später von manchen Forschern in Beziehungen zu den Urstufen der Krebse gebracht. Wir betrachten sie als geschlechtsreife Trochophoren. Weist doch eine von Semper auf den Philippinen entdeckte und neuerdings von Rousselet wiedergefundene, hierher zurechnende Form, Trochosphaera aequatorialis, in allen Einzelheiten den Bau dieses Stadiums auf.

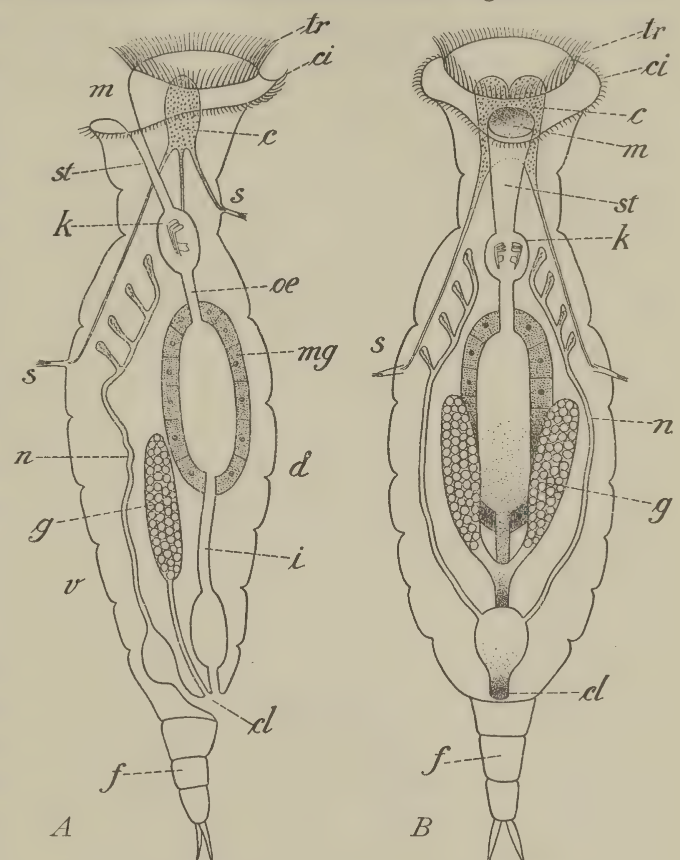


Fig. 51. Schematische Darstellung des Baues eines Rädertierchens (Schemen im Anschlusse an Delage und Hérouard). *c* Gehirn, *ci* Cingulum oder postoraler Wimperkranz, *cl* Kloakenöffnung, *f* sog. Fuß, *g* weibliche Keimdrüse (Gonade), *i* Intestinum, *k* Kaumagen, *m* Mund, *mg* Magen, *n* Excretionsorgan (sog. Protonephridium), *oe* Ösophagus, *s* Sinnesorgane (sog. Taster), *st* Vorderdarm (Stomodaeum), *tr* Trochus oder praeoraler Wimperkranz. *A* Ansicht von der linken Körperseite. *B* Ansicht von der Bauchseite, *v* ventral, *d* dorsal.

Ihren Namen verdanken die Rädertierchen einem an das vordere Körperende verlagerten Wimperapparate, in welchem wir, wenn auch in mancherlei Modifikationen, die nicht immer leicht zu deuten sind, die äquatoriale Wimperzone der Trochophora mit Trochus (Fig. 51 *tr*) und Cingulum (*ci*) wiedererkennen. Die Episphaere erscheint meist verkleinert, abgeflacht, nicht selten etwas eingezogen. Der Rumpf des Tieres ist als verlängerte Hyposphaere zu deuten. Der After (*cl*) liegt dorsalwärts verlagert, und der Rumpf setzt sich nach hinten in einen mit Klebdrüsen versehenen und in zwei zipfelförmige Anhänge auslaufenden Fortsatz, den sog. Fuß, fort (*f*).

Die Körperoberfläche ist von einer oft in fernrohrartig einziehbare Ringel geteilten Cuticula (Fig. 52 *cu*) bedeckt. Darunter finden wir eine das ectodermale Epithel vertretende kernhaltige Plasmaschicht, die sog. Matrix (*ec*), an welche sich nach innen vereinzelte Ring- und Längsmuskelzüge (*mu*) als spärliche Vertreter der Hautmuskulatur anschließen.

Der Darm zerfällt in mehrere Abschnitte: dem Stomodaeum (Fig. 51 *st*) gehört der vorderste Abschnitt mit einem eigentümlichen Kauapparat (Kaumagen *k*) an. Das Mesenteron besteht aus dem sog. Oesophagus (*oe*), der erweiterten Magenpartie (*mg*) mit paarigen Anhangsdrüsen und einem daran sich schließenden Enddarm (*i*). Wie sich Mesenteron und Proctodaeum gegeneinander abgrenzen, steht noch nicht fest. Der dorsalwärts verlagerte After (*d*) nimmt auch die Ausmündung der Geschlechtsorgane (*g*) und Excretionsorgane (*n*) in sich auf, ist demnach richtiger als Cloake zu bezeichnen.

Zwischen Darmwand und Körperwand dehnt sich die flüssigkeitserfüllte primäre Leibeshöhle (Fig. 52 *f*) aus, in welcher die inneren Organe flottieren. Ein Vergleich der Querschnitte (Fig. 49 und 52) läßt erkennen, wie sehr im Gegensatze zu den Platoden die mesenchymatischen Gewebe bei den Rotatorien in den Hintergrund treten.

Als Excretionsorgane (Fig. 51 *n*) fungieren sog. Protonephridien. Sie bestehen aus zwei seitlich verlaufenden Kanälchen, welche Seitenäste tragen, die mit Wimperflammen endigen.

Die Gonaden (Fig. 51, 52 *g*), nur selten paarig, meist durch Reduktion der einen Hälfte unpaar, sind als Säckchen zu bezeichnen, welche mit kurzem Ausführungsgang in die Cloake münden.

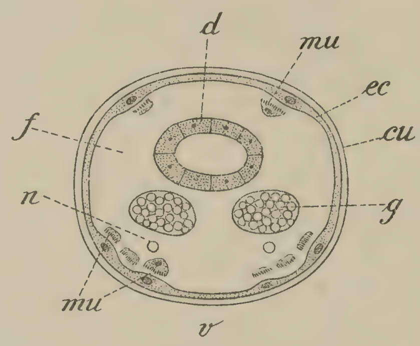


Fig. 52. Schematischer Querschnitt durch ein Rädertierchen. *cu* Cuticula, *d* Darmkanal, *ec* Ektoderm (sog. Matrix), *f* primäre Leibeshöhle, *g* Geschlechtsorgane (Gonaden), *mu* Längsmuskelzellen im Querschnitt getroffen, *n* Excretionskanälchen (Protonephridien), *v* Ventralseite.

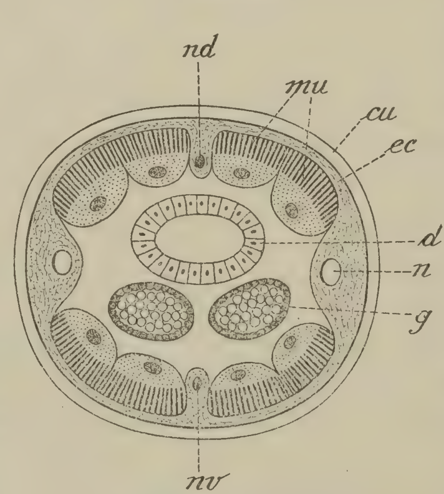


Fig. 54. Schematischer Querschnitt durch einen Nematoden. *cu* Cuticula, *d* Darm, *ec* Ektodermschicht (sog. Subcuticula), *g* Gonade, *mu* Körperlängsmuskelschicht mit den muskelbildenden Zellen (Myoblasten), *n* Excretionsorgan (sog. Seitenkanal), *nd* dorsaler Längsnerv, *nv* ventraler Längsnerv.

Fig. 53. Übersicht der Organisation eines Nematoden (Männchen von Oxyuris Diesingii aus der Küchenschabe). Nach BÜTSCHLI aus HATSCHEKS Lehrbuch. *o* Mund, *oe* Ösophagus, *b* dessen Bulbus, *i* Darm, ♂*a* After und männliche Genitalöffnung, *g* Ganglienring, *ex* Excretionskanäle, *t* Hoden, *vs* Vesicula seminalis, *sp* Tasche für das Spiculum.

Als Zentralteil des Nervensystems fungiert ein über dem Schlund gelagertes, vom Ectoderm abgerücktes Cerebralganglion (Fig. 51 *c*), welches die Sinnesapparate und die Muskel mit Nerven versorgt. Vor allem treten nach hinten

ein dorsales Nervenpaar an die sog. Dorsaltaster, ein ventrolaterales Paar an die Lateraltaster. Dem Gehirn liegen in der Regel Augen an.

Die embryonale Entwicklung der Rotatorien ist in ihren Einzelheiten noch wenig erkannt. Die Furchung weist in dem Auftreten übereinander liegender Zellquartette gewisse Ähnlichkeiten mit der Furchung der Anneliden auf. Die Hautmuskel scheinen dem Ectoderm zu entstammen (Ectomesoderm), und das entodermale Mesoderm ist vielleicht bloß durch die Gonaden vertreten.

c) Nematodes, Rundwürmer.

Am weitesten entfernen sich die meist parasitären Nematoden (Fig. 53) vom Trochophoratypus. Weder im Bau der ausgebildeten Form, noch in ihren Entwicklungsstadien sind besonders deutliche Anklänge nach dieser Richtung zu erkennen. Wenn wir sie hier anschließen, so mag dies dadurch gerechtfertigt erscheinen, daß eigenartige kleinere Gruppen, wie die der Gastrotrichen, Echinoderen und Desmoscoleciden den Übergang von den Rotatorien zu den Nematoden zu vermitteln scheinen.

Wimperapparate fehlen hier vollständig, sowohl an der äußeren Oberfläche als an allen inneren Organen. Der spulrunde, spindelförmige Körper ist an seiner ganzen Oberfläche von einer glatten, elastischen und sehr resistenten Cutikula (*cu* Fig. 54) überdeckt. Am vorderen Ende findet sich die Mundöffnung (*o* Fig. 53), die Afteröffnung (*a*) nahe dem hinteren Körperende ventralwärts.

Der Raum zwischen Hautmuskelschlauch und Darmwand ist als primäre Leibeshöhle zu bezeichnen. Dementsprechend besteht die Wand des Mitteldarms aus einer einfachen Epithelschicht (Fig. 54 *d*), ohne Darmmuskulatur und ohne Splanchnopleura. Der Hautmuskelschlauch setzt sich zusammen: 1. aus der Cutikula (*cu*), 2. einer darunter gelegenen syncytialen Schicht (Hypodermis oder Subcutikula *ec*) und einer Längsmuskelschicht (*mu*), welche von großen Myoblasten geliefert wird.

Die Längsmuskel (Fig. 54 *mu*) sind in vier Zügen angeordnet und lassen dementsprechend zwei mediane Felder und zwei umfangreichere Seitenfelder frei, in welche das Gewebe der Subcutikula vordringt. Während in den so entstehenden medianen Leisten je ein dorsaler und ventraler Längsnerv (*nd* und *nv*) verlaufen, die von einem vorn den Darm umfassenden Schlundring (Fig. 53 *g*) herkommen, finden wir in den Seitenfeldern die sog. Seitenkanäle (Fig. 54 *n*), welche als Excretionsorgane (Fig. 53 *ex*) gedeutet werden und in der vorderen Körperhälfte mit einem unpaaren Excretionsporus ausmünden. Es findet sich nichts von Wimperkölbchen oder ähnlichem an diesen Excretionskanälchen, die man nur mit einigen Bedenken als Protonephridien taxieren kann. Die Gonaden (*t* Fig. 53, *g* Fig. 54) sind schlauchförmig, in der Leibeshöhle gelegen. Die paarigen weiblichen münden vorn an der Ventralseite, die unpaaren männlichen in den hier zur Cloake werdenden Enddarm (Fig. 53 ♂).

Von der embryonalen Entwicklung der Nematoden sei nur erwähnt, daß hier die sog. Mesodermstreifen ectodermalen Ursprungs zu sein scheinen, also als „larvaler Mesoblast“ zu deuten sind, während als Repräsentant des entodermalen Mesoderms vielleicht ausschließlich der Gonadenschlauch in Frage kommt.

B. Anneliden, Ringelwürmer.

Zwischen *Scoleciden* und *Anneliden* besteht anscheinend eine gewaltige Kluft. Folgende sind die wichtigsten Merkmale in der Organisation der Anneliden: Der Körper (richtiger: der Rumpfabschnitt desselben) ist segmentiert (Fig. 55), d. h. er zerfällt durch Querfurchen in eine Anzahl von Abschnitten, in denen in regelmäßiger Aufeinanderfolge gewisse Organe oder Organabschnitte wiederkehren. Zwischen Hautmuskelschlauch und Darm dehnt sich eine umfangreiche Leibeshöhle, ein echtes Coelom (sog. sekundäre Leibeshöhle, *c* Fig. 58) aus. Die Geschlechtsprodukte werden in den Coelomsäcken (*go* Fig. 58) erzeugt. Die Excretionsorgane haben den Charakter von Nephridien (*n*). Meist ist ein Blutgefäßsystem vorhanden.

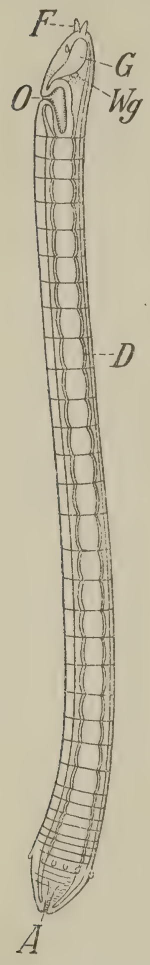


Fig. 55. Junger Polygordius (Annelide). Nach HATSCHEK aus GROBBENS Lehrbuch. Vgl. Fig. 45 *C* auf S. 223. *A* After, *D* Darm, *F* Fühler, *G* Gehirn, *O* Mund, *Wg* Wimpergrube.

In Wirklichkeit ist die scharfe Grenze, welche Anneliden und Scoleciden trennt, in mannigfacher Art verwischt. Es gibt eigentümliche Zwischenformen, wie die merkwürdige Gattung Dinophilus, welche den Übergang von Rotatorien zu Anneliden vermitteln. Und in der individuellen Entwicklung wird diese Vermittlung dadurch bewirkt, daß die Jugendformen der Anneliden als Trochophoren oder ihnen ähnliche Stadien die Organisationsstufe der Scoleciden zeigen, und daß die echten Annelidencharaktere erst durch spätere Umwandlungen, bei denen den Mesodermstreifen die wichtigste Rolle zukommt, hervorgebildet werden.

Der Körper des Annelids (Fig. 55) besteht aus drei voneinander wohl zu unterscheidenden Abschnitten: 1. ganz vorn ein kleiner, wie eine Oberlippe den Mund überragender Teil, der sog. Kopflappen oder Prostomium, welcher Fühler (*F*) und Augen trägt und im Inneren das Gehirn (*G*) oder Oberschlundganglion birgt. Er leitet sich von der Episphaere der Trochophora (Fig. 45 C), genauer gesprochen ,von der Region der Scheitelplatte ab. 2. Der gegliederte Rumpf, aus zahlreichen Segmenten bestehend und weitaus die umfangreichste Region des ganzen Körpers. Je weiter wir nach hinten vorschreiten, um so unentwickelter sind die Segmente (Fig. 55), bis wir zu einer Knospungszone gelangen, von welcher neue Körpersegmente nach vorn hervorgebildet werden (Gesetz der terminalen oder teloblastischen Erzeugung der Körpersegmente). 3. Ein kleiner Endabschnitt, das sog. Pygidium, welches sich an die ebenerwähnte Knospungszone anschließt und die Afteröffnung (*A*) trägt. Er leitet sich von der perianalen Region der Trochophoralarve her (Fig. 45 C).

Es werden also der vorderste Körperabschnitt des Annelids (Kopflappen) und der hinterste Abschnitt (Pygidium) direkt aus der Trochophora übernommen, und diese Abschnitte weisen in dem Fehlen eines echten Coeloms zeitlebens

ein Scolecidenmerkmal auf. Der gegliederte Rumpf ist eine Neubildung, welche sich durch einen von der Knospungszone ausgehenden Wachstumsprozeß zwischen Vorder- und Hinterende der Trochophora einschiebt.

Wir können unterscheiden: Organe, welche den ganzen Körper kontinuierlich durchziehen, von solchen, die den einzelnen Rumpfsegmenten zukommen. Kontinuierlich ist zunächst der Hautmuskelschlauch. Er besteht: 1. aus einem an Drüsenzellen reichen ectodermalen Epithel (Fig. 58 *ec*), welches nach außen eine meist zarte Cutikula (*cu*) abscheidet und in welchem bei ursprünglicheren Formen noch das Zentralnervensystem gelegen sein kann. 2. Aus einer Ringmuskelschicht. 3. Aus einer in vier längsverlaufende Züge gesonderten Längsmuskelschicht (Fig. 58 *md* und *mv*). 4. Aus der Somatopleura (*so*); hierunter verstehen wir eine das Coelom begrenzende Epithelschicht. Streng genommen sind die Längsmuskel genetisch von der Somatopleura abzuleiten. Man sieht, wenn man den Hautmuskelschlauch der Anneliden mit dem der Nematoden (Fig. 54) z. B. vergleicht, daß durch das Auftreten eines echten Coeloms seinem Schichtenbau eine neue Körperschicht, die Somatopleura, hinzugefügt wurde.

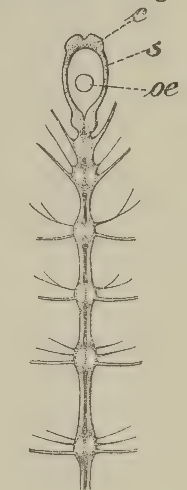


Fig. 56. Nervensystem eines Anneliden. *c* Gehirn, *s* Schlundkommissur, *oe* Ösophagus.

Auch das Nervensystem zieht kontinuierlich durch alle Segmente. Es kann bei den ursprünglicheren Formen noch im Epithel gelegen sein; meist rückt es aber vom Epithel in tiefere Schichten (Fig. 58 B *g*) ab. Es besteht aus einem in paarige Hälften geschiedenen Gehirn (Fig. 56 *c*) oder Oberschlundganglion, welches dorsalwärts vor dem Munde im Kopflappen (G Fig. 55) gelegen ist. Von ihm gehen die beiden Schlundcommissuren (Fig. 56 *s*) ab, die den vordersten Teil des Darms (*oe*) rechts und links umgreifen und sich nach hinten in zwei ventrale Längsstämme fortsetzen. Jeder dieser Längsstämme schwillt in jedem Rumpfsegmente zu einem Ganglienknoten an (Fig. 56), welcher mit dem entsprechenden Knoten der anderen Körperseite durch eine Quercommissur verbunden ist. So entsteht die typische Form der strickleiterförmigen Bauchganglienkette.

Kontinuierliche Organe sind ferner der Darm und das Blutgefäßsystem. Der Darm verläuft meist völlig gestreckt von der vorn ventral an der Grenze von Kopflappen und erstem Rumpfsegment gelegenen Mundöffnung (Fig. 55 *O*) zur hinten terminal befindlichen Afteröffnung (*A*). Er besteht aus dem ectodermalen Schlund (Stomodaeum), dem langen schlauchförmigen Mitteldarm (Mesenteron) und einem kurzen Enddarm. Die Darmwand setzt sich von innen nach außen aus folgenden Schichten zusammen: 1. das innere, meist bewimperte Darmepithel (Fig. 58 B *d*, Fig. 62 A *en*), 2. die Muskelschicht des Darms (Muscularis), aus einer inneren Ring- (Fig. 62 *rm*) und äußeren Längsmuskelschicht (Fig. 62 *lm*) bestehend, 3. aus einer zarten Epithelschicht, welche der Leibeshöhlenwand angehört und als Splanchnopleura bezeichnet wird (Fig. 58 B *sp*, Fig. 62 *p*). Der Darm ist in der Leibeshöhle durch ein längsverlaufendes dorsales und ventrales Mesenterium (Fig. 58 B *m* und *m'*)

und an den Segmentgrenzen durch quere Dissepimente (Fig. 58 A) befestigt.

Das Blutgefäßsystem der Anneliden ist ein geschlossenes. Es besteht aus einem System von Röhren, die in sich selbst zurücklaufen. Wir unterscheiden ein über dem Darm verlaufendes meist contractiles Rückengefäß (Fig. 57 *R*, Fig. 58 B *bg*), in welchem das Blut von hinten nach vorn strömt, und ein unter dem Darm befindliches Bauchgefäß (Fig. 57 B, Fig. 58 *bg'*). Beide stehen durch Queranastomosen, welche in den Dissepimenten gelegen sind, miteinander in Verbindung (Fig. 57). Das Rückengefäß bezieht sein Blut aus diesen seitlichen Anastomosen und aus einem bei vielen Formen vorkommenden Lacunensystem der Darmwand, dem sog. Darmblutsinus. In letzterem haben wir die eigentliche Anlage des Blutgefäßsystems zu erblicken, von welchem sich die oben beschriebenen Gefäßstämme abgegliedert haben.

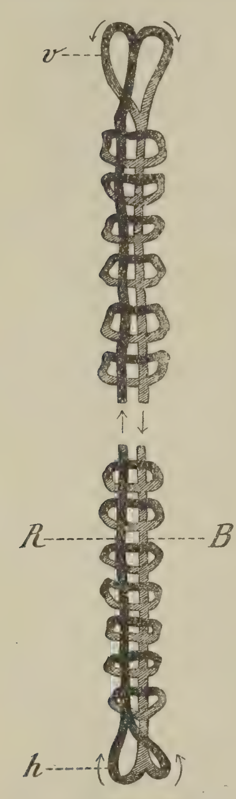


Fig. 57. Schema des Blutgefäßsystems bei einem Anneliden. Nach HATSCHEK. *R* Rückengefäß, *B* Bauchgefäß, welche durch quere Gefäße verbunden sind und überdies durch *v* vordere Gefäßbogen und *h* hintere Gefäßbogen ineinander übergehen. Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstromes an.

In jedem Rumpfsegmente findet sich ein Paar von Coelomsäcken (Fig. 58 *c*), welche den Raum zwischen Hautmuskelschlauch und Darmwand vollständig ausfüllen. Sie umgreifen den Darm und stoßen über und unter dem Darm in der Medianebene dicht aneinander. Diese sich mehr oder weniger berührenden Partien der Wand beider Coelomsäcke werden als dorsales und ventrales Mesenterium (Fig. 58 B *m* und *m'*) bezeichnet. Jener Teil der Wand der Coelomsäcke, welcher der Haut anliegt, heißt somatische Schicht ((*so*), der dem Darmepithel anliegende Teil splanchnische Schicht (*sp*) des sekundären Mesoderms. Aus der somatischen Schicht des Mesoderms entwickeln sich die Längsmuskelzüge des Hautmuskelschlauches (*md* und *mv*) und die Somatopleura (*so*), während aus der splanchnischen Schicht mit Wahrscheinlichkeit die Darmmuskelschicht (Fig. 62 *lm* und *rm*) und die Splanchnopleura (Fig. 58 *sp*, Fig. 62 *p*) abzuleiten sind. Jene Partien der Coelomsackwände, welche die vorn und hinten sich anschließenden Coelomsäcke der Nachbarsegmente berühren, liefern die queren Scheidewände des Coeloms, die sog. Dissepimente (Fig. 58 A).

Die Geschlechtsprodukte entstehen durch Wucherungen an bestimmten Stellen der Coelomwände (*go* Fig. 58 A). Wir finden hier sonach sog. Flächengonaden, d. h. flächenhafte Keimzonen des Coelothels. Die reifen Keimzellen gelangen in die Coelomhöhle, aus welcher sie durch eigene, mit weiter, trichterförmiger Mündung beginnende Ausführungsgänge, sog. Coelomoducte (Fig. 60 *g*) oder durch Vermittlung der Nephridien (Fig. 60 *n*) oder aber durch einfaches Bersten der Leibeswand nach außen gelangen.

Wir können sonach vielleicht die Coelomsäcke der Anneliden den sackförmigen Gonaden der Scoleciden gleichsetzen. Die ganze Segmentierung des

Annelidenkörpers würde sich in letzter Linie zurückführen lassen auf die in regelmäßigen Abständen erfolgte Entwicklung paariger Sackgonaden, als deren Ausführungsgänge die Coelomodukte zu betrachten sind.

In jedem Rumpfsegment finden wir in der Regel ein Paar von Excretionsorganen (Fig. 58 *n*), welche in der älteren Zeit als Segmentalorgane, neuerdings als Nephridien bezeichnet werden. Es handelt sich um schleifenförmig gewundene, im Inneren flimmernde Kanälchen (Fig. 59), welche seitlich nach außen münden. Ihr inneres Ende ist gewöhnlich mit einem in die Leibeshöhle mündenden und im vorderen Dissepiment des betreffenden Segments verankerten Flimmertrichter versehen. Wir bezeichnen diese innere Mündung der Nephridien als Nephrostom (*nst* Fig. 59).

Neuere Ergebnisse, besonders die der bahnbrechenden Untersuchungen von Goodrich, haben zur Ansicht geführt, daß bei den meisten Anneliden die Segmentalkanälchen als ein gemischtes Produkt zu betrachten sind, bei denen die Coelomodukte den Anschluß an die Excretionskanälchen gewonnen haben (Fig. 60 D). Es erklärt sich auf diese Weise, wieso sie dazu kamen, neben ihrer Funktion als Nieren noch die Ausführung der Geschlechtsprodukte zu übernehmen.

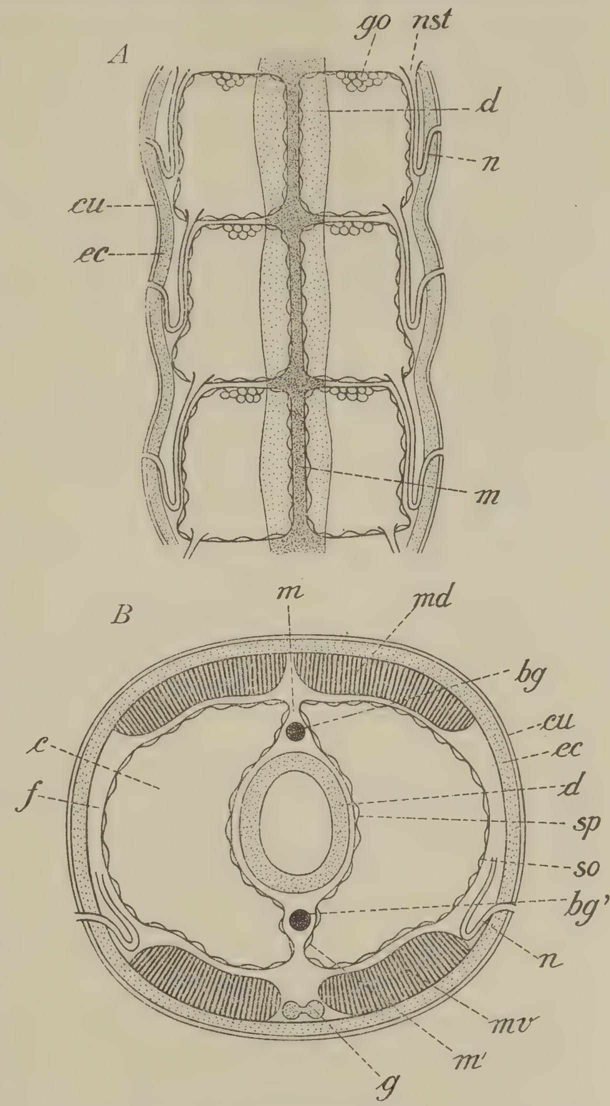


Fig. 58. Organisation der Rumpfsegmente eines Anneliden. Schema. *A* Dorsalansicht, *B* Querschnitt. *bg* Rückengefäß, *bg'* Bauchgefäß, *c* Coelom, *cu* Cuticula, *d* Darm, *ec* ektodermale Epithelschicht (Hypodermis), *f* primäre Leibeshöhle, *g* Bauchganglienkette, *go* Gonade, *m* dorsales Mesenterium, *m'* ventrales Mesenterium, *ma* dorsaler Längsmuskel, *mv* ventraler Längsmuskel, *n* Nephridium, *nst* Nephrostom, *so* Somatopleura, *sp* Splanchnopleura. Man vergleiche Fig. 42 *D*, den schematischen Querschnitt einer jungen Sagitta, welche sich bezüglich des Schichtenbaues den hier dargestellten Verhältnissen sehr ähnlich erweist.

Es gibt Anneliden, bei denen die segmental angeordneten Excretionskanälchen noch völlig den Charakter von Protonephridien aufweisen, indem ihre blind geschlossenen inneren, in der Leibeshöhle flottierenden Enden mit Soleno-

cyten besetzt sind (Fig. 60 A B *p*). Man kann ein derartiges Excretionssystem von dem der Scoleciden ableiten, wenn man sich vorstellt, daß bei der Ausbildung der metameren Segmentierung das Protonephridialsystem in einzelne segmentale Abschnitte zerlegt wurde, welche selbständige Ausmündung gewannen. Es fehlt nicht an Hinweisen nach dieser Richtung. Schon bei manchen Turbellarien zeigt das Excretionsorgan in der Anordnung der Terminaläste, in dem regelmäßigen Vorkommen multipler Excretionsporen usw. eine merkwürdige Neigung zu segmentaler Anordnung.

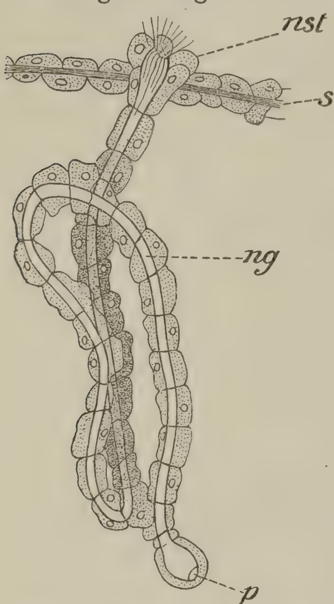


Fig. 59. Nephridium eines Anneliden (Protodrilus). Nach PIERANTONI aus MEISENHEIMER. *ng* Nephridialkanal, *nst* Nephrostom, *p* äußere Mündung, *s* Dissepiment.

Bei den meisten Anneliden ist in der Differenzierung der Excretionskanälchen ein weiterer Schritt erfolgt, indem die Solenocyten verloren gingen und das innere Ende der Segmentalorgane sich mit der Leibeshöhle in Kommunikation setzte. Hierdurch ist dann das betreffende Excretionsorgan als Nephridium (Metanephridium, Fig. 60 C D *n*) gekennzeichnet. Wir bezeichnen seine innere Öffnung dann als Nephrostom.

Ein weiterer Schritt in der Entwicklung der Excretionskanäle ist darin gegeben, daß ihr inneres Ende mit dem Gonoduct (Fig. 60 *g*) in Verbindung trat. Es kann dies sowohl bei Kanälchen vom Charakter der Protonephridien (Fig. 60 B) als auch bei echten Nephridien (Fig. 60 D) vorkommen. Im letzteren Falle wird dann das Nephrostom durch den Genitaltrichter ersetzt. Wir bezeichnen derartige sowohl der Harnsecretion, als der Ausleitung der Geschlechtsprodukte dienende und in diesem Sinne den Anfang eines Urogenitalsystems darstellende Kanälchen als Nephromixien.

Coelomentwicklung.

Mit wenigen Worten sei noch, um das allgemeine Bild der Annelidenorganisation zu vervollständigen, der Entwicklung des Coeloms, der Blutgefäße und der Nephridien gedacht. Es wurde oben angedeutet, wie durch teloblastische Zellknospung von seiten der beiden Urmesodermzellen (Fig. 43 S. 218) die beiden Mesodermstreifen gebildet werden. Vom hinteren Körperende ziehen sie an der Ventralseite der Trochophora zu beiden Seiten der Neurotrochoidrinne (*nt* Fig. 61) nach vorn bis in die Nähe des Mundes, wobei sie von hinten nach vorn zu sich allmählich verbreitern. Ursprünglich stellen sie ein solides Zellenband dar. An späteren Stadien (Fig. 61) ist zu erkennen, wie dies ursprünglich kontinuierliche Band durch quere Abtrennung in einzelne hintereinander folgende Partien zerlegt wird. Wir erkennen in dieser Abgliederung die erste Anlage der metameren Segmentierung des Rumpfes und bezeichnen die so gebildeten Mesodermpartien als Ursegmente. In ihnen entwickelt sich bald durch Auseinanderrücken der ursprünglich dicht gedrängten Zellen ein Hohlraum, die Anlage der Coelomhöhle (*c* in Fig. 61). Mit andern

Worten: aus den Mesodermstreifen wird eine Reihe hintereinander folgender Coelomsäckchen, welche anfangs noch wenig umfangreich an der Bauchseite zu beiden Seiten der Medianebene gelegen sind.

Überhaupt ist es nicht ohne Interesse, zu beachten, wie bei diesem Gange der Entwicklung die wichtigsten Organanlagen sich an der Ventralseite der

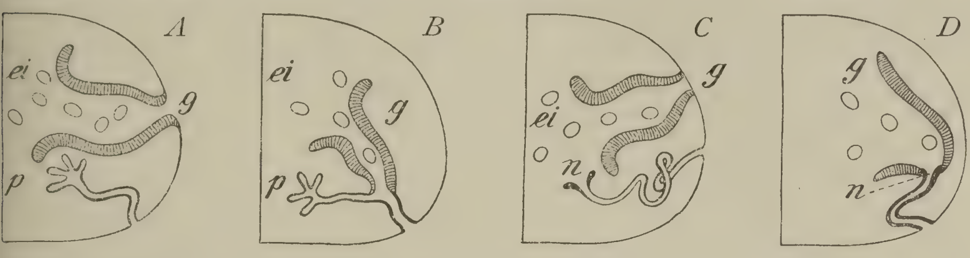


Fig. 60. Verschiedenes Verhalten der Nieren und Geschlechtswege bei den Anneliden. Schema nach GOODRICH aus R. HERTWIGS Lehrbuch. *A* und *C* die Coelomodukte (*g*) leiten die Geschlechtsprodukte (*ei*) nach außen. *B* und *D* die Coelomodukte münden in die Nierenkanäle. Letztere haben den Charakter von verästelten, mit Solenocyten bedeckten Protonephridien (*A* und *B*) oder sie sind Nephridien (*C* und *D*), d. h. sie sind mittels eines Nephrostoms mit der Leibeshöhle in Verbindung getreten.

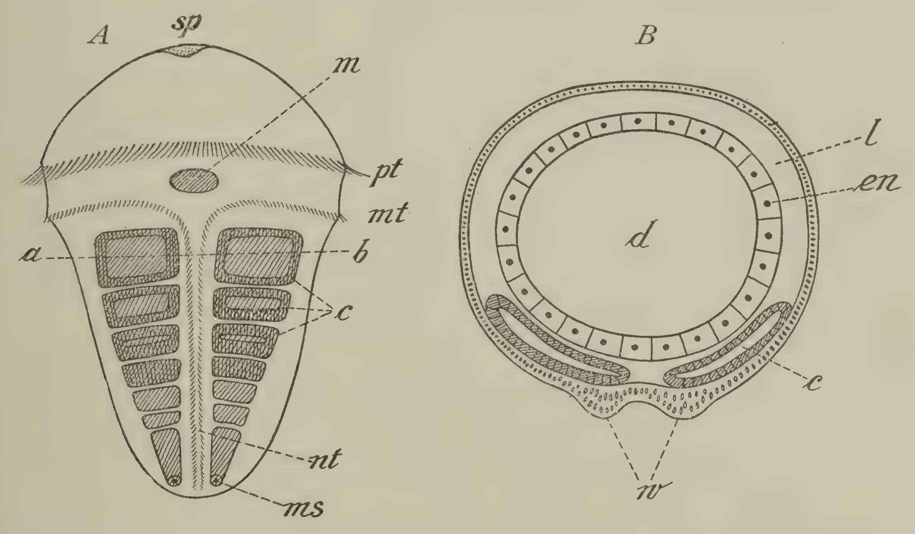


Fig. 61. Entwicklung der Coelomsäcke *c* durch Abgliederung von den Mesodermstreifen in einer Annelidentrochophora. Man vergleiche Fig. 43 *C* S. 218 und Fig. 45 *B* S. 223. *A* Ansicht von der Ventralseite, *B* Querschnitt in der Höhe der Linie *a—b* in Fig. *A*. *a—b* Höhe des Querschnittes *B*, *c* Coelomsäckchen, *m* Mund, *ms* Urmesodermzellen (sog. Polzellen der Mesodermstreifen), *mt* postoraler Wimperkranz (Metatroch), *nt* ventrale Wimperfurche (Neurotrochoid), *pt* praeoraler Wimperkranz (Prototroch), *sp* Scheitelplatte, *en* Entoderm, *c* Coelomsäcke, *l* primäre Leibeshöhle, *w* querdurchschnittene Nervenwülste (Anlage der Bauchganglienkette, vgl. Fig. 40 *A* S. 215)

Trochophora konzentrieren. Hier finden wir auch die Anlage der Bauchganglienkette in der Gestalt zweier ectodermaler Verdickungen, der sog. Primitivwülste (Fig. 61 B *w*), ferner die Anlage der Nephridien usw. Wir werden sehen, daß im Embryo der Arthropoden sich der Gegensatz zwischen einer die Organanlagen bergenden streifenförmigen Verdickung der Keimblätter und einer dorsalen, mehr sterilen Partie des Embryos noch deutlicher ausprägt. Wir bezeichnen dann diese ganze an der Bauchseite des Embryos zur Entwicklung kommende streifenförmige Anlage als sog. Keimstreifen.

Die weitere Entwicklung der paarigen Coelomsäckchen führt zu einer allmählichen Vergrößerung derselben vor allem in querer Richtung. Sie verdrängen hierbei immer mehr und mehr die primäre Leibeshöhle (Fig. 61 B *l*), in der sie ja gelegen sind und von der sich später nur spärliche Reste erhalten, und umwachsen den Darm vollständig, so daß sie schließlich durch Berührung ihrer Wände über und unter dem Darm zur Bildung des dorsalen und ventralen Mesenteriums (*m* und *m'* in Fig. 58 B) Veranlassung geben. Ebenso werden dadurch, daß die Wände der aufeinander folgenden Coelomsäckchen sich dicht aneinanderlegen, die queren Dissepimente gebildet.

Entwicklung der Blutgefäße.

Die erste Anlage des Blutgefäßsystems ist in der nächsten Nähe, ja vielleicht direkt in der Wand des Darmkanals zu suchen. Es handelt sich ursprünglich um ein Netz von Lücken oder Spalträumen, welche dem rascheren Transport der von dem Darmepithel resorbierten, verflüssigten Nahrungssubstanzen dienen, als dies durch einfache Diffusion bewerkstelligt werden könnte. Schon vor Jahren hat Bütschli die ersten Anfänge des Blutgefäßsystems auf Reste der primären Leibeshöhle zurückgeführt, welche von Anfang an ein zusammenhängendes, in sich geschlossenes System von Lücken dargestellt hätten. Mit dieser „Blastocoeltheorie" Bütschlis steht die 1904 eingehend begründete „Haemocoeltheorie" Langs in keinem prinzipiellen Widerspruche. Bei vielen Anneliden findet sich in der Darmwand, und zwar besonders in den hinteren Rumpfabschnitten, ein bluterfüllter Spaltraum (sog. Darmblutsinus) oder ein diesen vertretendes unregelmäßiges Netz von Blutlacunen, aus denen das Rückengefäß gespeist wird. Diese Spalträume sind ihrer ersten Entstehung nach auf eine Abhebung der splanchnischen Mesodermschicht von dem entodermalen Darmepithel zurückzuführen (Fig. 62 B). Sie würden sonach in letzter Linie als wiedereröffnete oder neu gangbar gewordene Reste der primären Leibeshöhle zu bezeichnen sein. Diese Blutlacunen haben ursprünglich keine ihnen direkt zukommende eigene Wand. Das in ihnen zirkulierende Blut fließt in Bahnen, welche nach außen zu von den Schichten des splanchnischen Mesoderms, nach innen von dem Darmepithel begrenzt werden (Fig. 62 B). Da bei der oben erwähnten Abhebung der splanchnischen Schicht auch die entsprechenden Lagen der Darmmuskulatur (*lm* und *rm* Fig. 62) faltenartig emporgehoben werden, so entsteht auf diese Weise eine kontraktile Muskelschicht, welche die Blutlacunen zunächst nur von außen umhüllt, sich aber im weiteren Verlaufe mehr und mehr um dieselben schließt (Fig. 62 C). Ein inneres Epithel scheint den Blutgefäßen der Wirbellosen in den meisten Fällen völlig zu fehlen. Wo es vorhanden ist, da sind seine ersten Anfänge wohl auf Mesenchymzellen zurückzuführen, wir wir denn auch die erste Entstehung von Blutkörperchen auf das Freiwerden von Mesenchymzellen zurückzuführen haben. Ob es sich in diesen Fällen um Zellen des primären (larvalen oder ectodermalen) Mesenchyms oder um ein etwa später durch Zelleinwanderung von den Mesodermstreifen aus entstandenes sekundäres Mesenchym handelt, scheint aus den vorliegenden ontogenetischen Untersuchungen noch nicht mit voller Klarheit hervorzugehen.

Dieser Darmblutsinus, resp. das ihn vertretende irreguläre Darmblutgefäßnetz scheint die erste Anlage des Blutgefäßsystems der Anneliden zu repräsentieren. Daß die Mesenterien und die Dissepimente in gewissem Sinne vorgeschriebene Bahnen darstellen, in denen einzelne Teile des erwähnten Blutgefäßnetzes zu größerer Selbständigkeit gelangen konnten, ist unschwer vorzustellen. Es würden das Rücken- und Bauchgefäß und die sie verbindenden Queranastomosen (Fig. 57) als von dem ursprünglichen Darmgefäßnetz abgegliederte Teile zu betrachten sein. Unter dieser Annahme müßten allerdings

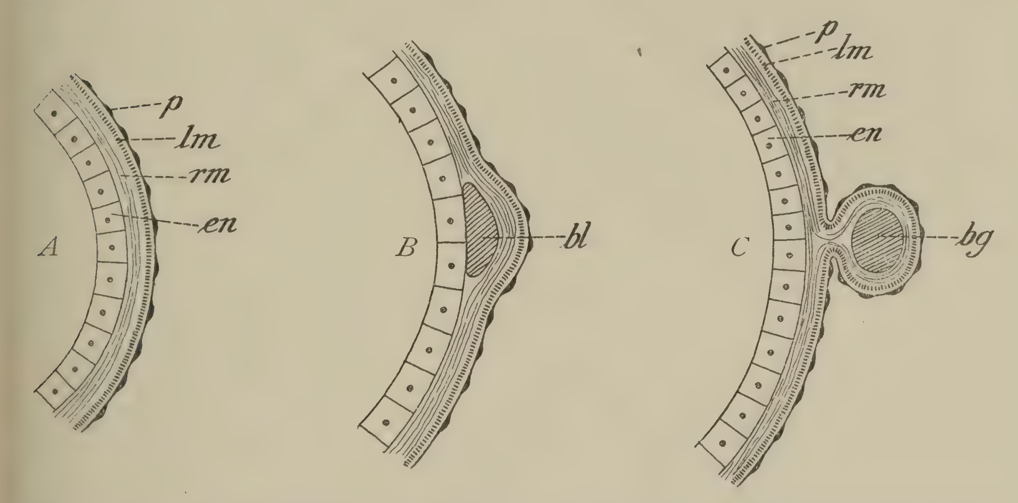


Fig. 62. Schema der Blutgefäßentwicklung bei Anneliden. *A* Schichtenbau eines Stückes der Darmwand. *B* Lage eines Blutsinus *bl* zwischen Darmepithel und Ringmuskelschicht der Darmwand. *C* Ablösung eines querdurchschnittenen Blutgefäßes *bg* von der Darmwand. *bg* Blutgefäß im Querschnitt, *bl* Blutsinus, *en* entodermales Epithel der Darmwand, *lm* Längsmuskelschicht der Darmwand im Querschnitt, *rm* Ringmuskelschicht der Darmwand, *p* Peritonealepithel der Darmwand, sog. Splanchnopleura.

alle mehr peripher gelegenen Gefäße, welche die Haut, die Körperanhänge und Kiemen versorgen, als durch sekundäre Gefäßsprossung hervorgegangen gedacht werden.

Die ontogenetischen Befunde stehen mit der hier mehr dogmatisch vorgetragenen Ansicht von der Entwicklung des Blutgefäßsystems im allgemeinen in guter Übereinstimmung. Es sei hier erwähnt, daß das Rückengefäß im allgemeinen paarig angelegt wird, also durch Verschmelzung zweier Anlagen hervorgeht. Das darf uns nicht in Erstaunen versetzen, da wir zu bedenken haben, daß das dorsale Mesenterium verhältnismäßig spät gebildet wird. Der rechte und linke Coelomsack jedes Segmentes (Fig. 61 B) rücken erst spät in der dorsalen Mittellinie aneinander. Da nun die dorsalen Kanten beider Coelomsäcke die Anlage der Rückengefäße bergen, so muß die letztere anfangs paarig sein. Diese Verhältnisse sind im Auge zu behalten, da uns bei der Entwicklung des Herzens der Arthropoden und Mollusken ganz ähnliche Entstehungsbedingungen entgegentreten werden.

Über die erste Entstehung der Nephridien der Anneliden herrscht noch manche Unklarheit. Man wird sie wohl als vom Epithel der Coelomsäcke

abgegliederte Röhrchen in Anspruch nehmen dürfen. Die Angaben E. Meyers für die Nephridien von Psygmobranchus und die Lillies für Arenicola deuten nach dieser Richtung. Zweifelhaft muß es bleiben, ob noch etwa ein dem Ectoderm entstammender ausleitender Abschnitt hinzukommt, wofür gewisse Angaben an Oligochaeten und Hirudineen zu sprechen scheinen.

Bei der im vorstehenden gegebenen Darstellung des Körperbaues der Anneliden konnte gewissermaßen nur ein allgemeines Schema der fundamentalen Beziehungen entwickelt werden. Von der unendlichen Mannigfaltigkeit, von den aus zahlreichen Variationen dieses Grundthemas in der vorliegenden hochinteressanten Gruppe sich ergebenden Spezialformen mußte abgesehen werden, wie sich auch eine Darstellung zahlreicher besonderer Organbildungen, der Anhänge des Kopfes, der Extremitätenstummel der Rumpfsegmente, der Kiemen, der Borsten, der Rüssel- und Kieferbildungen usw. unserem Rahmen nicht eingefügt hat. Davon wird einiges in den folgenden Abschnitten nachzutragen sein.

V. ARTHROPODEN, GLIEDERFÜSSER.

Der formenreichste Stamm des Tierreiches, der der *Arthropoden*, schließt sich den *Anneliden* ungemein nahe an. Der ,,Kampf ums Dasein'', immer bestrebt, alle Daseinsmöglichkeiten auszunützen und die Lebensbetätigung zum höchsten Grade der Intensität zu steigern, ließ aus einer Gruppe annelidenähnlicher Ahnenformen gepanzerte Wesen hervorgehen, welche unter reicherer Entfaltung gegliederter Extremitätenanhänge zu rascherer Körperbewegung befähigt erschienen. Wir denken an die unendliche Mannigfaltigkeit aller krebsähnlichen, spinnenähnlichen, tausendfußartigen oder insektenähnlichen Wesen, wenn wir von Arthropoden sprechen. In ihren Anfängen noch an das Wasserleben angepaßt und durch Kiemenatmung ihren Sauerstoffbedarf deckend, vollzogen diese Formen den Übergang zum Landleben, bis schließlich in der höchstentwickelten Gruppe der geflügelten Insekten die ,,Eroberung der Luft'' als glückliche Lösung des schwierigsten der dem Tierreiche gestellten technischen und mechanischen Probleme die Entwicklungsreihe abschloß.

In den Grundzügen ihres Bauplanes erinnern die Arthropoden durchaus an Anneliden (Fig. 63). Die metamere Segmentierung des Körpers, welche hier meist zu heteronomer Ausbildung differenter Körperregionen führt, erinnert ebensosehr an die Ringelwürmer, wie die relativen Lagebeziehungen der wichtigsten Organe zueinander. Wie bei den Anneliden, so finden wir auch hier ein über dem Darm verlaufendes Rückengefäß (Herz) als Zentrum des Zirkulationsapparates (Fig. 63*rg*, 66*h*, 77*h*) und als zentralen Teil des Nervensystems eine ventralwärts unter dem Darm sich längs erstreckende Bauchganglienkette (Fig. 63*n*, 66*bg*, 76, 77*bg*). Wir werden sehen, daß vielfach Exkretionsorgane zu beobachten sind, welche sich ihrem Baue nach unter gewissen Modifikationen an die Nephridien der Anneliden anschließen (Fig. 65, 66*n' n''*, 68 A *Dr*, 75*so*). So innig erschien vielen Forschern der Anschluß der Glieder-

füßer an die Ringelwürmer, daß Cuvier den Versuch begründete, beide Gruppen in eine höhere systematische Einheit: der Articulaten zu vereinigen, ein Bestreben, in welchem ihm bis auf die neueste Zeit manche Autoren (Hatschek) gefolgt sind.

Bei aller prinzipiellen Übereinstimmung, welche im Körperbau der Arthropoden zutage tritt, wird man immerhin noch gewisse Zweifel hegen dürfen, inwieweit dieser Stamm als genetische Einheit im Sinne gemeinsamer Abstammung zu erfassen ist. Es fehlt nicht an Stimmen, welche der Ansicht Ausdruck geben, daß mehrere, ihrem Ursprung nach getrennte Stämme von den Anneliden abzweigend gleiche oder ähnliche Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben. Und in der Tat, es treten uns bei Betrachtung der unendlichen Formenfülle der Gliederfüßer mindestens drei voneinander mehr oder minder getrennte Formenreihen entgegen, welche höchstens an ihrer Wurzel miteinander zusammenhängen. Den ersten dieser Stämme können wir als den der *Crustaceen* oder krebsähnlichen Wesen bezeichnen. Hier handelt es sich meist um Bewohner des Wassers, vornehmlich der Meere, welche kiemenatmend und durch den Besitz zweier Fühlerpaare gekennzeichnet sind. Die zweite Reihe schließt sich in ihren Ursprüngen vielleicht durch Vermittlung der altehr-

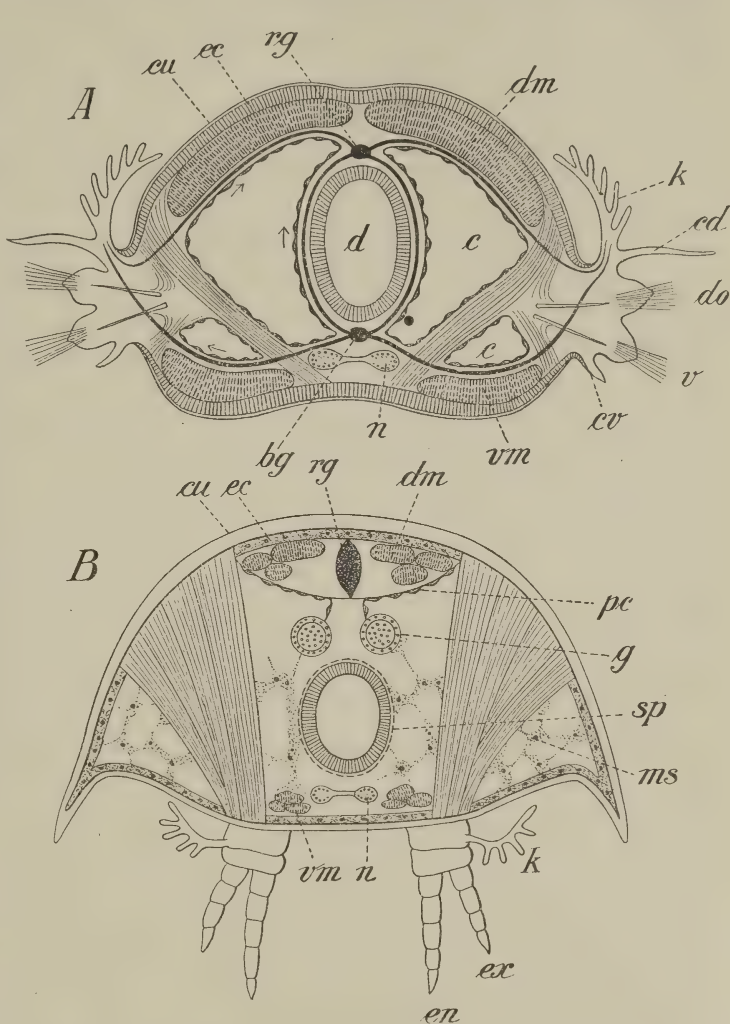


Fig. 63. *A* Schematischer Querschnitt durch einen Anneliden (verändert nach einer Abbildung in Grobbens Lehrbuch), vgl. Fig. 58 *B*. *B* Schematischer Querschnitt durch einen Arthropoden (Crustacee). *bg* Bauchgefäß, *c* Coelom, *cd* Dorsalcirrus, *cv* Ventralcirrus, *cu* Cuticula, *d* Darm, *dm* dorsaler Längsmuskel, *do* dorsales Borstenbüschel, *ec* ektodermales Epithel (Hypodermis oder Matrix), *en* Endopodit, *ex* Exopodit, *g* Geschlechtsorgane, *k* Kieme, *ms* mesenchymatisches Bindegewebe, *n* Bauchganglienkette, *pc* Pericardialseptum, *rg* Rückengefäß, *sp* splanchnische Schicht der Darmwand (Darmmuskelschicht), *v* ventrales Borstenbüschel, *vm* ventraler Längsmuskel.

würdigen *Trilobiten* (Fig. 70 und 71) an vorweltliche Crustaceen an. Sie führt von den *Palaeostraken* (Gigantostraken und Xiphosuren, Fig. 72) zu den *Scorpionen* (Fig. 73) und *spinnen*ähnlichen Formen. In ihren Anfängen marine und kiemenatmende Wesen umfassend, läuft sie in eine Gruppe landbewohnender, durch Tracheen oder Fächerlungen luftatmender Tiere aus, bei denen die vordersten Extremitätenpaare bereits der Gruppe der Mundwerkzeuge zuzurechnen sind, während eigentliche Fühler vermißt werden. Die dritte Reihe kann unter dem Namen der *Antennaten* zusammengefaßt werden. Ein Fühlerpaar und Tracheenatmung kennzeichnet diese vorwiegend aus Landbewohnern zusammengesetzten und in ihren höchstentwickelten Formen des Fluges sich bedienenden Wesen. Sie führt von *Peripatus* (Fig. 74, Gruppe der *Onychophoren*) durch Vermittlung der *Myriopoden* zu den *Insekten*.

Extremitäten.

Die *Arthropoden* kennzeichnen sich durch den Besitz gegliederter Extremitäten (vgl. Fig. 73). Schon bei den *Anneliden* begegnen wir in der Untergruppe der marinen Polychaeten Andeutungen von Extremitätenbildungen, sog. Parapodien, welche sich hier nur als kurze, stummelförmige, häufig zweizipfelige, seitlich an den Segmenten befestigte Ruder präsentieren und in denen meist zwei mächtige Borstenbüschel (Fig. 63 A *do* und *v*) eingepflanzt erscheinen. Oft gewinnen diese Anhänge der Anneliden kompliziertere Gestalt, durch sekundäre Lappenbildung, durch das Vorhandensein von Fühlfäden (Dorsal- und Ventralcirrus, Fig. 63 *cd*, *cv*) und von Kiemenanhängen (*k*). Doch kommt ihnen ein geringer Grad von Eigenbewegung zu. Die Lokomotion der *Anneliden* vollzieht sich unter seitlichen Schlängelungen des ganzen Körpers. Anders bei den *Arthropoden*. Hier gewinnen die Extremitäten, höher entwickelt, nach der Ventralseite verlagert (Fig. 63 B), schärfer von den Rumpfsegmenten abgegliedert, den Charakter selbständig tätiger, durch eine komplizierte Eigenmuskulatur bewegter Lokomotionsorgane. Dementsprechend treten die Bewegungen des Rumpfes beim Schwimmen, Kriechen usw. mehr in den Hintergrund. Die Extremitäten der Arthropoden haben den Bau gegliederter hohler Stäbchen, welche in ihrem Inneren die Weichteile (Muskel usw.) bergen und an denen versteifte Abschnitte mit Partien größerer Beweglichkeit (sog. Gelenken) abwechseln. Bekannt ist ja, wie die Beine der Insekten sich in Abschnitte, welche als Hüfte, Trochanter, Femur, Tibia und Tarsus unterschieden werden, gliedern.

Haut.

Die Möglichkeit, derartige zu mannigfaltigen komplizierten Leistungen befähigte Extremitäten zu entwickeln, eröffnete sich den Arthropoden durch ein ihnen allgemein zukommendes Merkmal: die stärkere Cuticularisierung der Körperoberfläche. Während bei den Anneliden die Cuticula (Fig. 63 A *cu*) als ein mehr weiches, nachgiebiges Häutchen der äußeren Oberfläche des ektodermalen Körperepithels (Hypodermis *ec*) aufgelagert erscheint, entwickelt das hier häufig als Matrix bezeichnete Körperepithel der Arthropoden (Fig. 63 B *ec*) einen starren, geschichteten, aus Chitin bestehenden und häufig durch Kalkeinlagerungen verstärkten Hautpanzer (Fig. 63 B *cu*), welcher oft mit Borsten, Dornen oder Stacheln besetzt und mit den zierlichsten Reliefbildungen versehen

sein kann. Diese ganze Mannigfaltigkeit beruht auf der ungemeinen Plastizität des Chitins als skelettbildender Substanz, welcher in gleichem Maße im Tierreiche nur noch die Kieselsäure nahekommt, während der Kalk im allgemeinen zu massigeren Skelettbildungen führt. Mit der Ausbildung des Chitinpanzers der Arthropoden sind zwei Eigentümlichkeiten dieser Tiergruppe notwendig verbunden:

1. daß die einzelnen, gegeneinander beweglichen Stücke dieses Hautpanzers gelenkig miteinander verbunden und nicht selten ein wenig fernrohrartig einziehbar sind und
2. daß das Wachstum der hierher gehörigen Formen sich nur auf dem Wege von Häutungen unter Abwerfen der verbrauchten und zu klein gewordenen Hülle vollziehen kann. Die Häutungen des Seidenwurmes und der Raupen im allgemeinen sind eine den Schmetterlingszüchtern wohlbekannte Erscheinung.

Die Entwicklung dieses chitinösen, starren, äußeren oder Exoskeletts hatte wichtige Umgestaltungen der inneren Organisation im Gefolge. Zur Bewegung der einzelnen Panzerplatten, der Chitinringe, welche den Körpersegmenten entsprechen, der abgegliederten Teile der Extremitäten usw. erschien ein einheitlicher Hautmuskelschlauch nicht mehr geeignet. Wir sehen hier demnach das Muskelsystem in eine große Zahl einzelner Muskelgruppen zerlegt. Lyonet hat die Körpermuskel der Weidenbohrerraupe eingehend studiert und ihre Zahl nach Tausenden bewertet. Nur bei ursprünglicheren Arthropodenformen, wie bei *Peripatus* (Fig. 74), erhalten sich Anklänge an den Zusammenschluß der gesamten Körpermuskulatur zu einem einheitlichen Hautmuskelschlauch.

Mit der Auflösung des Hautmuskelschlauches in gesonderte Spezialmuskel und Muskelgruppen hängt zusammen: die Auflösung der Coelomwände. Was wir als Leibeshöhle der Arthropoden (Fig. 63 B) bezeichnen, stellt sich uns dar als ein von Bindegewebspartien (*ms*), Fettkörpergewebe usw. durchzogenes, mit Blutflüssigkeit erfülltes Lückensystem, das durchaus den Charakter eines Pseudocoels trägt. Eine epitheliale Auskleidung dieses unregelmäßig gestalteten, zwischen den einzelnen Körperorganen sich ausdehnenden Höhlensystems wird vermißt. Die Arthropoden erinnern im Charakter ihrer Leibeshöhle einigermaßen an die Verhältnisse, wie wir sie bei den Scoleciden (vgl. Fig. 49) vorgefunden haben, mit einer wichtigen und ungemein bezeichnenden Ausnahme. Wir finden hier regelmäßig eine splanchnische Muskelschicht (Fig. 63 B *sp*) der Darmwand, und dieser Befund deutet darauf hin, daß es sich bei der Leibeshöhle der Arthropoden um ein verschwundenes Coelom, um eine parenchymatöse Umbildung der Coelomwände handelt. Coelom.

Wir müssen uns an die Embryologie der Arthropoden halten (vgl. unten die Fig. 82 und 84), um über die morphologische Auffassung der Leibeshöhle der Arthropoden eine gewisse Klarheit zu gewinnen. Vor allem haben die von Kennel und Sedgwick genauer untersuchten Umbildungsvorgänge im Embryo von *Peripatus* diesbezüglich klärend gewirkt, wo wir anfangs, wie bei

den Anneliden, umfangreiche Coelomsäcke auftreten sehen (Fig. 80 *c*), die später unter Dissoziierung des zelligen Gefüges ihrer Wand zur Leibeshöhle der ausgebildeten Form hinüberführen. Wenn wir die Verhältnisse im Insektenembryo heranziehen, auf welche wir unten noch zurückkommen, so gewinnen wir dort den Eindruck, daß das Hohlraumsystem, welches wir als Leibeshöhle bezeichnen, aus einem Zusammenfließen der Coelomhöhlen mit der primären Leibeshöhle unter Auflösung der Coelomwände entsteht.

Blutgefäßsystem.

Durch die Umwandlungen, welche das Coelomsystem der Arthropoden auf dem Wege von den Annelidenahnen durchzumachen hatte, wurde auch das Blutgefäßsystem in nicht unwesentlicher Weise tangiert. Es existiert eine eigentümliche, nicht ganz klar zu durchschauende Beziehung, welche sich dahin aussprechen läßt, daß ein geschlossenes, wohlentwickeltes Blutgefäßsystem im allgemeinen nur bei Formen sich findet, denen ein wohlkonditioniertes Coelom zukommt. Erleidet das Coelom irgendeine Form sekundärer Umbildung, so wird auch das Blutgefäßsystem rückgebildet und es kann bei den kleineren Formen unter den Arthropoden vollständig verschwinden. Im allgemeinen erhalten sich nur gewisse Teile des Blutgefäßsystems, welche dann mit dem Pseudocoel in direkte Kommunikation treten, so daß das Blut zum Teil in Gefäßen mit eigener Wandung, zum Teil aber in den Lückenräumen der Leibeshöhle zirkuliert. Das Blutgefäßsystem der Arthropoden ist sonach ein sogenanntes offenes. Meist erhält sich als propulsatorischer Apparat mit muskulöser Wandung versehen jener Teil des Zirkulationssystems (Fig. 66 *h*, 77 *h*), welcher dem Rückengefäß der Anneliden entspricht (Fig. 63 *rg*) und der hier bei den Arthropoden häufig als Herz bezeichnet wird. An ihn können sich in größerer oder geringerer Entfaltung Arterien (Fig. 64 *ac*, 77 *ao*) anschließen, welche nach längerem oder kürzerem Verlaufe frei endigen und — wie erwähnt — mit Räumen der Leibeshöhle in Verbindung treten. Ob und inwieweit gewisse Blutbahnen, welche z. B. beim Flußkrebs als Venen beschrieben worden sind, auf Teile des Blutgefäßsystems der Anneliden zu beziehen sind oder ob sie als selbständig neu hinzugebildete Gefäße zu betrachten sind, ist uns nicht bekannt.

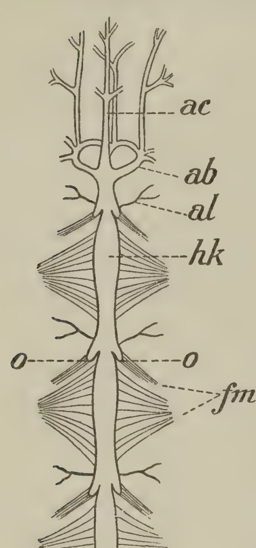


Fig. 64. Vorderes Ende des Herzens eines Tausendfußes (Scolopendra). Nach Newport aus Langs Lehrbuch). *ac* Arteria cephalica (Kopfarterie), *ab* Arterienbogen, *al* seitliche Arterien, *hk* Herzkammer, *o* Ostien des Herzens, *fm* sog. Flügelmuskel des Herzens, zur Erweiterung des Herzens dienend.

Das in manchen Fällen langgestreckte, als Rückengefäß entwickelte, in anderen Fällen kurz sackförmige Herz liegt in einem besonderen Raume, dem sog. *Pericardialsinus* (Fig. 84 C *p*), welcher durch ein horizontal ausgebreitetes, durchlöchertes *Pericardialseptum* (Fig. 63 B *pc*, 84 C *ps*) von den übrigen Teilen der Leibeshöhle abgegrenzt ist. Wenn wir die Lage des Rückengefäßes bei den Anneliden betrachten (Fig. 63 A), so wird uns deutlich, daß der Pericardialsinus der Arthropoden auf die primäre Leibeshöhle zu beziehen und durch ein Auseinanderweichen der beiden Blätter des dorsalen Mesenteriums entstanden

zu denken ist. Dann muß man das Pericardialseptum auf eben diese Blätter des Mesenteriums zurückführen. Wir hätten sonach in ihm einen zeitlebens erhaltenen Teil der Coelomwand. An das Pericardialseptum sind vielfach die Gonaden (Fig. 63 *g*, 84 *g*) durch Stränge oder Lamellen, die man als ein Mesovarium (Mesorchion) betrachten kann, befestigt. Die sog. Endfäden, in welche die Eiröhren der Insekten auslaufen, sind unter diesem Gesichtspunkte aufzufassen und sonach in letzter Linie auch auf Reste des dorsalen Mesenteriums zu beziehen.

Das Blut, welches in den Lakunen des Pseudocoels kreisend die Organe des Körpers umspült, kehrt durch Lücken im Pericardialseptum in den Pericardialsinus zurück. Damit es ins Herz gelangen kann, sind seitliche Durchbrechungen der Herzwand, die sog. Herzostien (Fig. 64 *o*, 66 *ho*) in regelmäßigen Abständen angebracht. In ebensolchen regelmäßigen Abständen finden wir im Herzen der Insekten Klappenpaare angebracht, welche dem Blutstrome im Herzen die Strömungsrichtung von hinten nach vorn sichern. Durch diese Klappenpaare gewinnt das Herz der Insekten segmentalen Charakter. Es wird zu dem sog. „gekammerten Rückengefäß" dieser Formen.

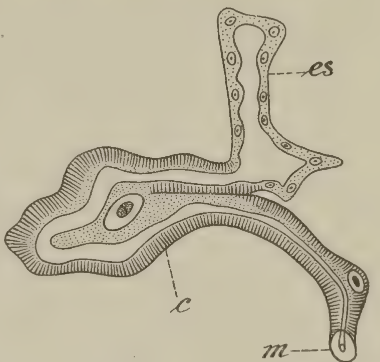


Fig. 65. Antennendrüse eines Krebses. Nach GROBBEN. *es* Endsäckchen, *c* Harnkanälchen, *m* Ausmündungsstelle.

Nephridien.

Die von den Anneliden überkommenen Nephridien erhalten sich im Kreise der Arthropoden nur in gewissen Fällen und in umgewandelter Form. Bei *Peripatus* noch in den meisten Körpersegmenten vorkommend (Fig. 75 *so*) und an der Basis der Beine ausmündend, finden sie sich bei den Crustaceen in zwei Paaren als sog. Antennen- und Maxillendrüse (Fig. 66 *n'* und *n''*), bei *Limulus* als sog. ziegelrote Drüse, bei den *Arachniden* als sog. Coxaldrüsen. Im wesentlichen handelt es sich um aufgewundene Schläuche (Fig. 65), welche im Inneren nichts mehr von Bewimperung erkennen lassen und welche im Körperinneren an einem kleinen geschlossenen Endsäckchen (*es*), das nun gewissermaßen einen abgekapselten Coelomrest darstellt, ihren Ursprung nehmen. Theoretisch werden wir auch die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei den Arthropoden auf umgewandelte Nephridien zu beziehen haben. Die innige Verbindung, in welche die Segmentalorgane der Anneliden zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte treten, wurde ja bereits oben (S. 237 ff.) berührt.

Zum Schluß noch ein kurzer Hinweis auf gewisse allgemeinere Charaktere der Arthropoden, auf Merkmale histologischer Natur. Die in diesem Kreise durchgeführte Cuticularisierung der Körperoberfläche beeinflußt sämtliche spezielleren Hautgebilde. Wir müssen es uns versagen, unter diesem Gesichtspunkte die Sinnesapparate der Arthropoden, vor allem die hochentwickelten, häufig zusammengesetzten Augen, die Statocysten, die mannigfaltigen als Sinnesborsten, als blasse Kolben, als Chordotonal- und Tympanalorgane usw. be-

zeichneten Einrichtungen näher zu betrachten. Es entspricht der intensiven Lebensführung der Arthropoden, ihrer energischen Lokomotion, ihrer Befähigung zur Überwindung mechanischer Aufgaben, daß sämtliche Muskelfasern hier deutliche Querstreifung erkennen lassen. Wimperapparate sind in dem ganzen Kreise vollständig unterdrückt. Das geht so weit, daß bei den Krebsen sogar die Spermien den Charakter beweglicher Geißelzellen mehr und mehr verlieren.

A. Reihe der Crustaceen oder Krebstiere.

Der Körper aller Arthropoden setzt sich aus einer Reihe ursprünglich gleichartiger Körpersegmente zusammen. Die Gleichartigkeit dieser Abschnitte tritt an den Embryonen, wo der Körper häufig in der Form eines Keimstreifs (vgl. S. 267 Fig. 81) angelegt wird, deutlicher zutage, als an den entwickelten Formen, und hier erkennen wir auch das charakteristische Wachstumsgesetz der teloblastischen Hinzubildung neuer Körpersegmente von einer am hinteren Körperende, aber noch vor dem Telson (Fig. 81 *te*) befindlichen Knospungszone. Wir finden sonach an einem Embryo die Segmente um so wohlentwickelter und älter, wenn wir in der Reihe der Körpersegmente von hinten nach vorne fortschreiten. Theoretisch werden wir den Körper der Arthropoden, wie den der Anneliden in folgende 3 Partien einteilen können: 1. der vorderste, dem Kopflappen der Anneliden entsprechende Körperabschnitt (Fig. 81 bei *m*), den wir als primären Kopfabschnitt zu bezeichnen haben und dem nebst den Augen das Oberschlundganglion zugehört, 2. der aus einer wechselnden Anzahl von Metameren bestehende Rumpf und 3. der Endabschnitt (Telson oder Pygidium Fig. 81 *te*), welcher die Afteröffnung trägt. Eine Betrachtung der ausgebildeten Formen der Arthropoden führt uns jedoch meist zu einer anderen, sekundär durchgeführten Regioneneinteilung des Körpers. Wir sehen einen vorderen, die Fühler, die hauptsächlichsten Sinnesorgane, den Mund und die Mundwerkzeuge tragenden Abschnitt, den wir als Kopf (Fig. 76, 1—6) bezeichnen. Er ist durch Verschmelzung des primären Kopfabschnittes mit einer Anzahl vorderster Rumpfsegmente entstanden. Es folgt sodann die Brust- oder Thoraxregion (Fig. 76, 1—3 bei *al*), eine zweite Einheit zusammengehöriger Segmente umfassend. Die Extremitäten der Thoraxregion dienen hauptsächlich der Lokomotion. An die Thoraxregion schließt sich das Abdomen oder der Hinterleib (Fig. 76, 1—10 bei *ms*) an. In diesem Abschnitt treten die Extremitäten mehr in den Hintergrund, die Segmente bewahren sich meist größere Selbständigkeit. Erst bei den einzelnen Gruppen kann die speziellere Charakteristik dieser Körperregionen gegeben werden.

Bau der Crustaceen.

Die Kopfregion der Krebse (Fig. 66 von *au* bis ×) läßt keinerlei Segmentgrenzen äußerlich erkennen. Sie entsteht durch innige Verwachsung des primären Kopfabschnittes mit fünf folgenden, extremitätentragenden Segmenten. Die ihnen zugehörigen Extremitätenpaare sind in der Reihenfolge von vorn nach hinten: das erste Antennenpaar (*an'*), dem nach Bau und Verwendung eine gewisse Ausnahmestellung zukommt, das Paar der zweiten Antennen (*an''*), die oft als mächtig entwickelte Ruder benützt werden, das Mandibel- oder Ober-

kieferpaar (*md*), und zwei Paare von Maxillen oder Unterkiefern (*mx'*, *mx''*). Diese durch Kauladen ausgezeichneten Mundwerkzeuge umstellen die von einer Oberlippe (*ol*) überragte Mundöffnung (*m*). Nicht selten werden der Kopfregion noch einzelne ursprünglich dem Thorax zugehörige Körpersegmente sekundär angegliedert. Wir bezeichnen dann die vorderste Körperregion als Kopfbruststück oder Cephalothorax. Wenn, wie dies häufig vorkommt, die diesen angegliederten, Thoraxsegmenten zugehörigen Extremitätenpaare zur Kaufunktion herangezogen und dementsprechend umgebildet werden, so sprechen wir von Kieferfüßen oder Maxillarfüßen.

Dorsalwärts ist der Kopf von einer mächtigen gewölbten Chitinplatte überdeckt, und dieser ,,Rükkenschild" (Fig. 66 *rs*) läuft nicht selten seitlich (vgl. Fig. 63 B) und noch mehr an seinem hinteren Rande in einen freien Vorsprung oder eine Hautfalte aus, welche die angrenzenden Körperteile schützend überdeckt. So erscheinen beim Flußkrebs die Kiemen unter einem derartigen Faltenüberhange geborgen, wie denn überhaupt der Cephalothoraxschild des Flußkrebses zum größten Teile aus einer Faltenbildung, welche ursprünglich von der Maxillarregion (Fig. 66 bei ×) nach hinten vorgewachsen ist, hervorgegangen gedacht werden muß.

Die Extremitäten der Crustaceen sind auf eine zweiästige Grundform zurückführbar (Fig. 67). Wir unterscheiden an ihnen: den zweigliedrigen, der Bauchseite des Körpers eingepflanzten Stamm (Proto-

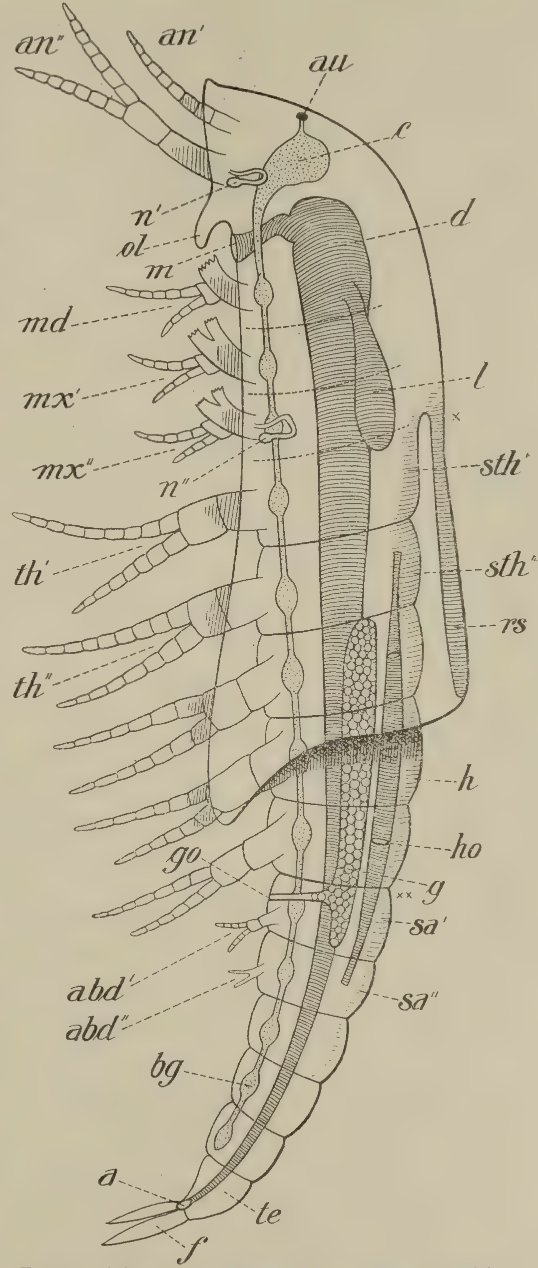


Fig. 66. Schema der Organisation eines Krebses. Ansicht von der linken Körperseite. *a* After, *abd'* erstes abdominales Beinpaar, *abd''* zweites abdominales Beinpaar, *an'* erstes Antennenpaar, *an''* zweite Antenne, *au* unpaares (Entomostraken-) Auge, *bg* Bauchganglienkette, *c* Gehirn, *d* Darm, *f* Furca, *g* Geschlechtsdrüse, *go* Genitalöffnung, *h* Herz (Rückengefäß), *ho* Herzostien, *l* Leberanhang des Darms, *m* Mund, *md* Mandibel, *mx'* erste Maxille, *mx''* zweite Maxille, *n'* Antennendrüse, *n''* Maxillendrüse, *ol* Oberlippe, *rs* Rückenschild, *sa'* erstes Abdominalsegment, *sa''* zweites Abdominalsegment, *sth'* erstes Thoraxsegment, *sth''* zweites Thoraxsegment, *te* Telson, *th'* erstes Thoraxbeinpaar, *th''* zweites Thoraxbeinpaar, bei × Grenze der Kopfregion gegen die Thoraxregion, bei ×× Grenze der Thoraxregion gegen die Abdominalregion.

podit 1 und 2), einen Innenast (Endopodit *en*) und einen Außenast (Exopodit *ex*). Nicht selten trägt der Stamm an seiner Außenseite blattförmige, säckchenförmige oder verästelte Kiemenanhänge (Epipodite *ep*). Die Umbildung der Extremitäten zu Kauwerkzeugen vollzieht sich in der Weise (Fig. 67 B), daß das Basalglied der betreffenden Extremität sich vergrößert und an seiner Innenseite einen bezahnten Vorsprung (Endit) hervorbringt. Dieser so entstandenen Kaulade sitzt dann der meist reduzierte Abschnitt der übrigen Extremität als „Taster" auf.

Die Thoraxregion der Krebse (Fig. 66 von × bis ××) besteht aus einer wechselnden Anzahl freier oder unter dem Rückenschilde verborgener und mit ihm verwachsener Segmente, welche die meist mächtig als Gangbeine, Ruderbeine

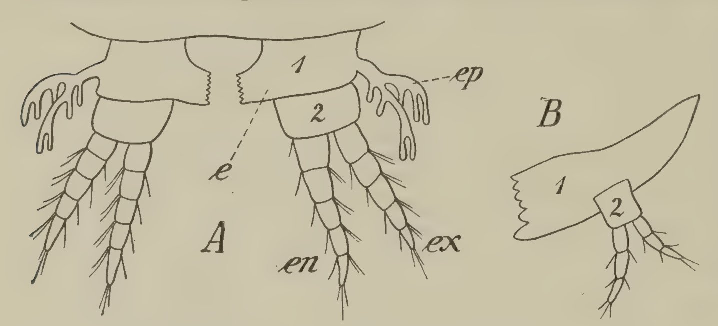


Fig. 67. *A* Ein Krebsbeinpaar in schematischer Darstellung. *1* erstes Stammglied, *2* zweites Stammglied. *e* Kaufortsatz der Innenseite (sog. Endit) *en* Endopodit oder Innenast, *ex* Exopodit oder Außenast, *ep* Epipodit (Kiemenanhang). *B* zeigt die Umformung bei Verwendung der Extremität als Mundwerkzeug (Mandibel). Das vergrößerte erste Glied wird zur Kaulade (*1*), während der übrige verkleinerte Teil der Extremität zum Taster wird.

usw. entwickelten, der Lokomotion dienenden Extremitätenpaare (Fig. 66 *th'*, *th''* usw.) tragen.

Wenn der Kopf und zum Teil auch der Thorax durch innige Verschmelzung der Segmente zu starren Körperabschnitten umgebildet werden, weist das Abdomen (Fig. 66 von ×× bis *f*) größere Beweglichkeit seiner Teile auf. Die Segmente bleiben hier frei. Die Extremitäten sind meist mehr reduziert (Fig. 66 *abd'*, *abd''*) oder fehlen gänzlich. Das Abdomen der Crustaceen dient als ein mit kräftiger Muskulatur ausgestatteter und häufig in einer Schwanzflosse endigender Ruder- und Steuerapparat.

Der Körper wird hinten von dem aftertragenden Telson (Fig. 66 *te*) abgeschlossen, welches bei den ursprünglicheren Formen in eine zweizipfelige Endbildung (sog. Furca *f*) ausläuft.

Von der inneren Organisation der Crustaceen hier nur weniges, das als Ergänzung des früher im allgemeinen für die Arthropoden entworfenen Bildes dienen mag. Die meisten inneren Organe finden sich in der Thoraxregion vereinigt, während das Abdomen, muskelreich, zum Unterschiede von der gleichnamigen Körperregion der Insekten, verhältnismäßig arm an Organbildungen erscheint. Der Darm (Fig. 66 *d*) verläuft geradegestreckt und besteht aus einem häufig zu einem Kaumagen erweiterten Stomodaeum, einem Mitteldarm, der vielfach mit gelappten Anhängen (sog. Leber *l* oder Mitteldarmdrüse) versehen ist und einem vom Mitteldarm meist nicht scharf abgegrenzten Proctodaeum. Die Geschlechtsorgane (Fig. 66 *g*) bestehen in ihrer einfachsten Form aus paarigen Säckchen (Fig. 63B *g*) mit Ausführungsgängen, welche in der

Regel in der Grenzregion von Thorax und Abdomen nach außen münden (Fig. 66 *go*).

Es erhalten sich im Kreise der Crustaceen nur 2 Paare von Exkretionsorganen vom Typus umgewandelter Nephridien. Das vordere Paar mündet an der Basis der zweiten Antenne und wird als Antennendrüse (Fig. 66 *n'*) bezeichnet, während ein hinteres Paar als Schalen- oder Maxillendrüse (*n''*) der Maxillarregion angehört. In ihrem Vorkommen schließen sich die beiden Paare meist derart aus, daß Formen, denen eine Antennendrüse zukommt (grüne Drüse des Flußkrebses) der Maxillardrüse entbehren und umgekehrt.

Entwicklung der Crustaceen.

Wenn wir die Crustaceen als umgewandelte Anneliden betrachten, so würden wir vielleicht erwarten, in ihrer Entwicklungsweise Anklänge an die typische Entwicklung der Gliederwürmer vorzufinden. Wir werden in dieser Erwartung nicht befriedigt. Zwar zeigen sich in der Furchungsweise gewisser niederer Krebse, in der Art der Sonderung des Mesoderms Erinnerungen an die für die Anneliden bekanntgewordenen Gesetze der Zellensonderung (cell-lineage) und nach dieser Richtung üben besonders die neueren Ergebnisse der Untersuchungen Bigelows an *Lepaden* eine suggestive Wirkung aus. Dagegen erscheinen alle Beziehungen zur charakteristischen Larvenform der Anneliden, zur Trochophora, völlig verwischt. Die jüngsten aus dem Ei entschlüpfenden Jugendformen der Crustaceen haben bereits typischen Arthropodencharakter. Sie kommen nicht selten in einer Gestalt aus dem Ei, welche von der ausgebildeten Form erheblich abweicht. Diese Larvenstadien, welche anfangs nur aus wenigen Körpersegmenten bestehen und durch zahlreiche Häutungen auf dem Wege einer vielfach höchst komplizierten Metamorphose in den ausgebildeten Zustand übergeführt werden, bilden ein ungemein reizvolles Objekt der vergleichenden Morphologie und Biologie, um so mehr da an ihrem Körper die verschiedenartigsten Anpassungen an eine von der des ausgebildeten Zustandes oft erheblich abweichende Lebensweise zutage treten. Wir greifen aus ihrer unendlichen Mannigfaltigkeit hier nur zwei Haupttypen heraus, welche in früheren Dezennien vielfach, besonders im Anschlusse an die genialen Deutungsversuche Fritz Müllers als Erinnerungen an vorweltliche Stammformen dieser Gruppe in Anspruch genommen wurden, während sie jetzt wohl allgemein als adaptive Larvenformen betrachtet werden. Von diesen beiden Typen bildet der eine, als *Nauplius* (Fig. 68) bezeichnet, den Ausgangspunkt für die Umwandlung der niederen Krebsformen, während der andere, die

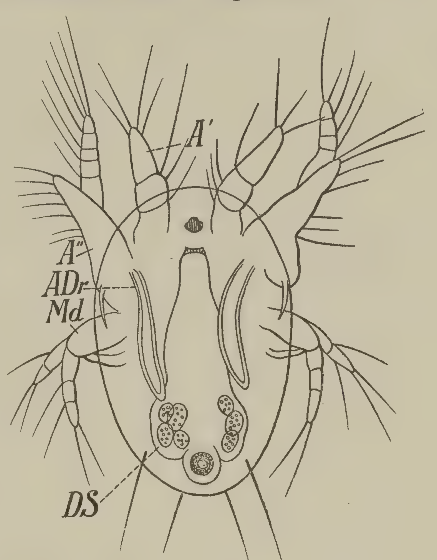


Fig. 68. Nauplius eines Krebses (Cyclops albidus). Nach Claus aus Grobbens Lehrbuch. *ADr* Antennendrüse, *A'* erste Antenne, *A''* zweite Antenne, *Md* Mandibel, *DS* Darmaussackungen mit Harnzellen.

sog. *Zoëa* (Fig. 69) den höheren Krebsen (den sog. Malacostraken) eigentümlich ist.

Der *Nauplius* (Fig. 68) besteht nur aus wenigen Körpersegmenten. Es ist an ihm gewissermaßen nur der vordere Abschnitt der späteren Kopfregion zur Entfaltung gekommen, während die übrigen Segmente in der Reihenfolge von vorne nach hinten in späteren Stadien hinzugebildet werden. Wir finden nur drei ungemein einfach gestaltete Extremitätenpaare, welche nach der späteren Verwendung dieser Anlagen, als erste (*A'*) und zweite Antenne (*A''*) und als Mandibel (*Md*) bezeichnet werden, hier aber hauptsächlich als Ruder benützt werden. Der Mund, von einer mächtigen Oberlippe überragt, führt in einen kurzen Darm, welcher hinten zwischen zwei stummelförmigen Furcalhökern ausmündet. Das Nervensystem, hier noch in Verbindung mit dem Ektoderm, besteht aus Gehirn, Schlundcommissur und einem Unterschlundganglion. Dem Gehirn ist das charakteristische unpaare, aber aus drei Einzelaugen zusammengesetzte Naupliusauge angeheftet. Von Exkretionsorganen findet sich in der Basis der zweiten Antenne die Antennendrüse (*ADr*).

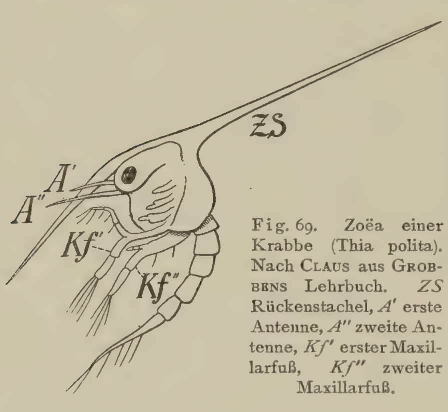


Fig. 69. Zoëa einer Krabbe (Thia polita). Nach Claus aus Grobbens Lehrbuch. *ZS* Rückenstachel, *A'* erste Antenne, *A''* zweite Antenne, *Kf'* erster Maxillarfuß, *Kf''* zweiter Maxillarfuß.

Die pelagische Larvenform der Malacostraken, die sog. *Zoëa* (Fig. 69) besteht aus einem mit sieben Extremitätenpaaren versehenen Kopfbruststück (Cephalothorax) und einem sechsgliedrigen, mit dem Telson endenden Abdomen, während die eigentliche Thoraxregion, in der Entwicklung zurückgeblieben, noch kaum als Anlage zu erkennen ist. Der gewölbte Rückenschild ist vielfach mit starren Fortsätzen (Stirnstachel, Rückenstachel *ZS*, Seitenstacheln) versehen, die hier wohl als Schwebeeinrichtungen zu deuten sind. Die Extremitäten werden als 1. und 2. Antenne (*A'*, *A''*), als Mandibel, 1. und 2. Maxille und als 1. und 2. Maxillarfuß (*Kf'*, *Kf''*) bezeichnet. Von ihnen dienen die zweiästigen zweiten Antennen und die beiden Kieferfußpaare beim Schwimmen als wirksame Ruder. Neben dem dreiteiligen Naupliusauge, das sich hier noch erhalten hat, finden sich zwei seitliche zusammengesetzte Augen, welche bei dieser Larvenform noch nicht, wie meist im ausgebildeten Zustande, auf abgegliederte Stiele emporgehoben sind. Von inneren Organen fällt dem Untersucher das sackförmige, kräftig pulsierende Herz vor allem ins Auge.

B. Reihe der Arachnomorpha oder spinnenähnlichen Tiere.

Wenn wir bei Verfolgung der Morphologie der Crustaceen hauptsächlich auf das Studium recenter Formen angewiesen sind, so führen die Wurzeln des Stammes der spinnenähnlichen Tiere auf die ältesten Zeiten, auf die ersten fossilführenden Schichten unseres Planeten zurück. Das liegt wohl nur daran, daß die zarteren Krebse sich nicht in gleicher Weise der Erhaltung als Ver-

steinerungen günstig zeigten, als die derber gepanzerten *Palaeostraken*, unter welchem Namen wir die Stämme der *Trilobiten* (Fig. 70, 71), der *Gigantostraken* und der *Xiphosuren* (Fig. 72) zusammenfassen.

Die *Trilobiten*, bereits im Cambrium erscheinend und im Silur zu größter Formenfülle sich entfaltend, reichen mit spärlichen, dem Aussterben entgegengehenden Ausläufern in die Steinkohlen- und Permperiode hinein. Ihrem Baue nach vermitteln sie die Beziehungen zu ursprünglichen Crustaceenformen, unter denen sie der im Süßwasser lebenden Phyllopodengattung Apus sich habituell nähern. Der Körper der Trilobiten (Fig. 70), aus drei Regionen bestehend: dem schildförmigen Kopf (bei *a*), dem aus freien Segmenten zusammengesetzten Rumpfe (bei *e*) und einem aus Verschmelzung von Segmenten hervorgegangenen Endabschnitt (Pygidium *g*), wird durch zwei Längsfurchen in eine mittlere erhöhte Partie (Rhachis *e*) und flachere Seitenteile (Pleuren *f*) geteilt. Die Extremitäten dieser asselartig sich einrollenden Meeresbewohner, lange vergeblich gesucht und erst durch glückliche Funde und mühevolle, an Schliffen durchgeführte Studien der neueren Zeit einigermaßen bekannt geworden (Fig. 71), schließen sich durch ihre zweispaltige Form, durch den Besitz von Exopodit und Endopodit, wozu vielleicht noch Kiemenanhänge kommen, denen der Crustaceen an. Den von einer Oberlippe (Hypostom) überragten Mund umstellten vier Paare von spaltästigen Kaufüßen mit basalen Kauladen, während vor dem Munde nur ein langgegliedertes Antennenpaar bekannt geworden ist. Seitlich am Kopfe finden sich meist zusammengesetzte Augen (Fig. 70 bei *c*).

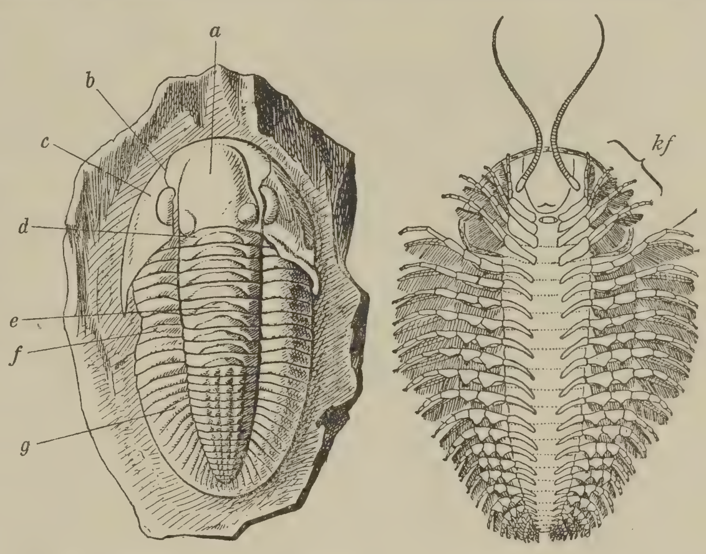


Fig. 70. Rückenansicht eines Trilobiten (Phillipsia gemmulifera PHILLIPS). Nach H. WOODWARD aus STROMER v. REICHENBACHS Lehrbuch der Palaeozoologie. *a* Glabella, *b* Gesichtsnaht, *c* Wange mit Auge, *d* Nackenring, *e* Spindel (Rhachis), *f* Pleuren der freien Brustsegmente, *g* Pygidium mit noch deutlichen Segmentgrenzen.

Fig. 71. Ventralansicht eines Trilobiten (Triarthrus Becki GREEN). Restauriert nach BEECHER aus STROMER v. REICHENBACHS Lehrbuch der Palaeozoologie. *kf* Kaufüße.

Die interessante Gruppe der *Gigantostraken*, ursprünglich aus zum Teil durch Körpergröße auffallenden Meeresbewohnern bestehend, aber in ihren der Steinkohlenperiode angehörigen Ausläufern mit Resten von Landpflanzen, Skorpionen und Insekten vergesellschaftet und demnach vielleicht als Süßwasserformen mit schuppenbedecktem Körper den Übergang zum Landleben vorbereitend, erinnert im Gesamthabitus bereits auffällig an Skorpione. Sie

vermittelt den Übergang zur Gruppe der *Xiphosuren* (Schwertschwänze oder Pfeilschwanzkrebse), die uns in der Gattung *Limulus* (Fig. 72) den einzigen noch lebenden Vertreter der Palaeostraken vor Augen führt.

Limulus, ein Küsten- und Flachseebewohner des atlantischen und stillen Ozeans, zeigt dieselbe Scheidung des Körpers in drei Regionen, die wir bei den Trilobiten beobachteten. Sie werden hier als Kopfbrustschild, Abdomen und Schwanzstachel oder Pygidium bezeichnet. Jede von ihnen ist durch Verschmelzung mehrerer Körpersegmente entstanden. Wir finden ebenso die von den Trilobiten übergekommene longitudinale Scheidung in Rhachis und Lateralpleuren. Die Extremitäten des Kopfbruststückes haben den Charakter von starken, mit Scheren endigenden Gang- oder Grabbeinen (Fig. 72, 1—6), doch tragen sie sämtlich eine basale Kaulade und dienen sonach gleichzeitig als Mundwerkzeuge. Vor dem Munde finden sich keine Antennen, sondern an ihrer Stelle ein Paar ziemlich kleiner scherenbewaffneter Anhänge (1), welche hier bereits in Übereinstimmung mit der bei den Spinnen üblichen Terminologie als Cheliceren bezeichnet werden. Am Abdomen finden sich fünf flache kiementragende, von einem vorderen als Operculum bezeichneten Deckel überragte Abdominalbeinpaare (7). Am Kopfbrustschilde erkennen wir ein Paar kleinerer Medianaugen und ein zweites Paar größerer zusammengesetzter Seitenaugen. Es waren besonders Beobachtungen über den feineren Bau dieser Augen, sowie Übereinstimmungen der inneren Anatomie, welche die Forscher zur Annahme naher verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen Limulus und den Skorpionen führten.

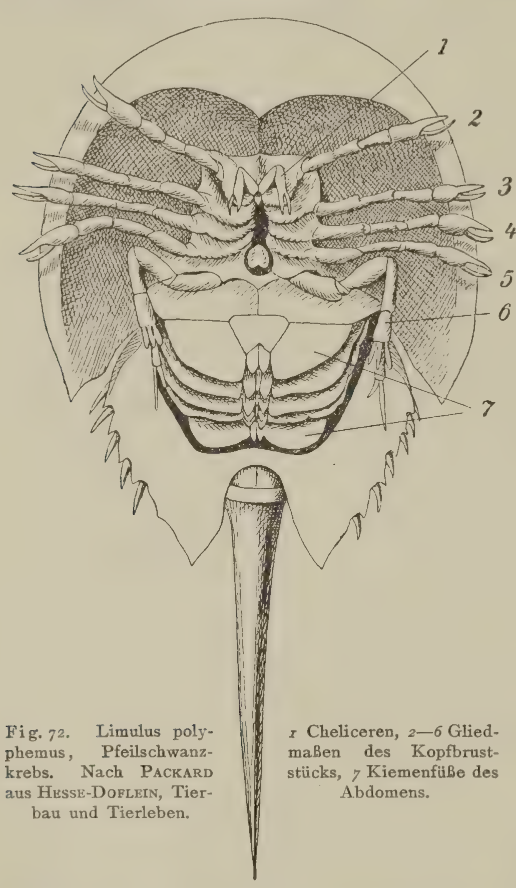


Fig. 72. Limulus polyphemus, Pfeilschwanzkrebs. Nach Packard aus Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben.

1 Cheliceren, *2—6* Gliedmaßen des Kopfbruststücks, *7* Kiemenfüße des Abdomens.

Die *Skorpione* (Fig. 73) kennzeichnen sich unter den landbewohnenden Formen der Arachnidenreihe dadurch als die ursprünglichsten, daß bei ihnen die Körpergliederung in getrennte Segmente sich besonders in den hinteren Körperregionen im weitesten Umfange erhält, während bei den Spinnen und ihren näheren Verwandten eine Tendenz zur Konzentration der Organe, zur Verschmelzung der Segmente bemerkbar ist, bis in dem letzten Ausläufer dieser Reihe, den kleinen sackförmigen Milben alle Spur segmentaler Gliederung des

Körpers verschwindet. Die Teilung des Körpers in drei aufeinander folgende Regionen haben die Skorpione mit Limulus gemeinsam. Sie werden hier als Kopfbruststück (Cephalothorax), Praeabdomen (bei *st*) und Postabdomen (bei *pa*) bezeichnet, von denen das Kopfbruststück sechs Extremitätenpaare trägt, während dem Praeabdomen und Postabdomen Extremitäten fehlen, wenn wir von den Pectines oder Kämmen (*k*) des zweiten Abdominalsegmentes absehen. Das Praeabdomen besteht aus sieben (im Embryo acht), das Postabdomen aus sechs Körpersegmenten, von denen das letzte als Giftstachel umgebildet ist.

Von den sechs Extremitätenpaaren des Kopfbruststückes wird das erste kleine scherentragende, vor dem Munde gelegene als *Cheliceren* (Fig. 73 *ch*), das zweite mit einer basalen Kaulade versehene und mit großer, aufgetriebener Schere endigende als *Maxillarpalpen* (Pedipalpen, *mp*) bezeichnet. Die vier folgenden Beinpaare endigen mit Doppelkrallen. Im allgemeinen finden wir bei den Arachniden und bei den Insekten verdoppelte Endklauen der Gangbeine, während bei den Crustaceen in der Regel eine einfache Endklaue sich findet. Wir werden auf dies Merkmal nicht allzu großes Gewicht zu legen haben, da auch bei gewissen Krebsen (so in den Asselgattungen Jaera, Janira und Munna) eine Verdopplung der Endkralle zu beobachten ist.

Fig. 73. Ventralansicht eines Skorpions. Nach V. Carus, etwas verändert. *ch* Cheliceren, *go* Genitaloperculum, *k* Kämme (sog. Pectines), *mp* Maxillarpalpen, *pa* erstes Segment des Postabdomens, *st* Atmungsöffnungen (Stigmen).

Am Praeabdomen werden im Embryo der Skorpione, wie auch bei den Spinnen, Extremitätenanlagen gebildet, welche sich im ausgebildeten Zustande zum Teil in umgewandelter Form erhalten. Wir finden am ersten Segment des Praeabdomens die von einem Operculum überdeckte Genitalöffnung (*go*), am zweiten Segmente die bereits erwähnten Kämme oder Pectines (*k*), die als Sinnesapparate fungieren, während wir vom 3. bis zum 6. Segmente schräg gestellte Atemspalten (Stigmen *st*) bemerken. Letztere führen in säckchenförmige, mit fächerartig gefältelter Wand versehene Organe der Luftatmung, welche auf Grund embryologischer Daten mit den Kiemenanhängen von Limulus homologisiert werden. Bei den Spinnen erscheinen diese Respirationsorgane zum Teil durch verästelte Röhren, den Tracheen der Insekten gleichend, ersetzt.

Das Nervensystem der Skorpione zeigt die Form einer wohlgegliederten Bauchganglienkette. Von den Anhangsdrüsen des Darmkanals ist die mächtige, das Praeabdomen erfüllende, gelappte Leber am meisten in die Augen springend. Weiter hinten münden in den Darm zwei als Exkretionsorgane dienende Röhrchen, sog. Malpighische Gefäße, welche neuerdings von Bordas wohl nur irrtümlich den Leberausführungsgängen zugerechnet werden. Von umgewandelten Nephridien erhält sich hier nur ein Paar sog. Coxaldrüsen, welche am dritten Beinpaare ausmünden. Das hochentwickelte Blutgefäßsystem besteht aus einem im Praeabdomen gelegenen, mit 8 Ostienpaaren versehenen Rückengefäße, welches in vordere und hintere, zu den Organen tretende Arterien ausläuft. Unter diesen interessiert uns besonders ein auch bei Limulus sich findendes System supraneuraler, die Bauchganglienkette und die von ihr abgehenden Nerven überdeckendes und zum Teil sie umscheidendes System von Blutbahnen. Die röhrenförmigen Gonaden haben eine merkwürdige Neigung zur Netz- und Anastomosenbildung, woraus sich die bei den Afterspinnen oder Weberknechten (Opilionidea) und bei anderen Formen bemerkbare ringförmige Konfiguration der Keimdrüse herleiten läßt.

Wie sich der Bau der mannigfaltigen als Skorpionsspinnen, echte Spinnen, Solpugiden, Pseudoskorpione, Afterspinnen und Milben unterschiedenen Gruppen der Arachnidenreihe von dem hier für die Skorpione im Anschlusse an Limulus entwickelten Grundtypus herleiten läßt, soll hier nur angedeutet, nicht im einzelnen entwickelt werden. Es handelt sich um den Verlust des Postabdomens, um eine Verkürzung der praeabdominalen Region unter gleichzeitiger Auftreibung, wobei nicht selten die Segmentgrenzen dieser Region durch Verschmelzung zum völligen Verstreichen gebracht werden. Hand in Hand hiermit geht eine fortschreitende Konzentration der inneren Organe, wie sich dies besonders an der Bauchganglienkette erkennen läßt, welche zu einem einzigen sternförmigen Bauchganglion zusammengezogen ist.

Wenn wir zum Schlusse die Frage berühren, durch welches gemeinsame Merkmal diese ganze an mannigfaltigen Formen reiche Reihe gekennzeichnet wird, so könnten wir auf das Fehlen von Antennen hinweisen, die sich hier nur bei den an der Wurzel des ganzen Stammes stehenden Trilobiten und Gigantostraken erkennen lassen, während sie bei den übrigen Formen durch die Cheliceren ersetzt erscheinen. Man hat unter diesem Gesichtspunkte die Formen dieser Reihe unter dem gemeinsamen Namen der Chelicerata zusammengefaßt.

C. Reihe der Antennaten.

Wenn wir es im Kreise der Krebse, von wenigen Ausnahmen (Landasseln, Landkrabben) abgesehen, mit Wasserbewohnern zu tun hatten, während in der Reihe der Arachnomorpha oder Chelicerata, deren ursprünglichste Formen Meeresbewohner sind, sich der allmähliche Übergang zu luftatmenden Landtieren verfolgen läßt, treten uns im Gebiete der Antennaten, unter welchem Namen wir die Gruppen der *Onychophoren*, *Myriopoden* und *Insekten* zusammenfassen, typische Landbewohner entgegen. Wenn wir hier Formen begegnen

die sich im Wasser aufhalten, wie dies z. B. bei den Schwimmkäfern, bei den Ruderwanzen, bei den Libellulidenlarven oder bei der merkwürdigen im Süßwasser lebenden Schmetterlingsraupe der Gattung Acentropus u. a. der Fall ist, muß diese Lebensweise stets als eine sekundär erworbene erfaßt werden. Schon bei den Onychophoren, welche, an der Wurzel des ganzen Stammes stehend, nahe an die Anneliden heranreichen, treten uns Landbewohner entgegen, die durch Tracheen ihren Gasaustausch vermitteln. Doch sei in diesem Zusammenhange erwähnt, daß man neuerdings mit einigen Zweifeln in die Nähe der Onychophoren die wunderlichen Bärtierchen (Tardigraden) einreiht, Süßwasserformen, welche bei eintretender Trockenheit in geschrumpftem Zustande scheintot Jahre überdauern, um bei späterer Befeuchtung wieder aufzuleben.

Bau von Peripatus.

Wir rechnen zu den Onychophoren oder Protracheaten die Gattung *Peripatus* und verwandte Gattungen, welche in den Tropenländern aller Erdteile in feuchtem Holzmulm und unter Steinen leben. In ihrer systematischen Stellung lange rätselhaft und noch von Grube den Anneliden zugerechnet, wird Peripatus jetzt an die Wurzel des Antennatenstammes gestellt, seit Moseley mit der Expedition des Challenger in der Kapstadt landend, an dieser Form in röhrenförmigen Gebilden die charakteristischen Einrichtungen der Luftatmung (Tracheen) erkannte. Spätere anatomische und embryologische Untersuchungen haben diese Auffassung von Peripatus, als eines die Gruppe der Myriopoden (Tausendfüße) mit den Anneliden verbindenden ungemein ursprünglichen Arthropodentypus, durchaus gestützt.

Erblickt man *Peripatus* lebend, so wird man durch den Habitus (Fig. 74), durch sein Gebaren, an eine Insektenlarve, etwa an eine weichhäutige Schmetterlingsraupe, erinnert. Der Eindruck wird verstärkt, wenn man das Körperinnere eröffnend die umfangreichen Spinndrüsen (*sd* Fig. 75), die tracheenumsponnenen Organe in einheitlicher, nicht durch Dissepimente gegliederter Leibeshöhle gelegen wahrnimmt.

Fig. 74. Peripatus (Peripatopsis) capensis, vom Rücken gesehen. Nach Balfour aus Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben.

An die Anneliden gemahnen: die homonome Körpersegmentierung, der Mangel von Regionenbildung, die Anordnung der Körpermuskulatur, welche durch das Vorhandensein eines kontinuierlichen Hautmuskelschlauches, vor allem aber durch die Entwicklung eines transversalen, die Leibeshöhle durchziehenden seitlichen Muskelseptums (vgl. Fig. 63 A) an die Ringelwürmer erinnert, die stummelförmige Gestalt der nicht gegliederten Extremitäten, die hier allerdings arthropodengemäß in zwei Endklauen (Fig. 74) auslaufen, und schließlich der Besitz von Nephridien (Fig. 75 *so*), welche in allen Körperseg-

menten mit einem Endbläschen beginnend an der Basis der Extremitäten ausmünden. Auch die seitlich am wenig abgegrenzten Kopfe gelegenen Augen fallen ganz aus dem Rahmen dessen, was wir von Augen an Arthropoden zu sehen gewöhnt sind. Als Bläschenaugen entwickelt erinnern sie an die hochkomplizierten Augen gewisser pelagischer Anneliden, etwa der Alciopiden.

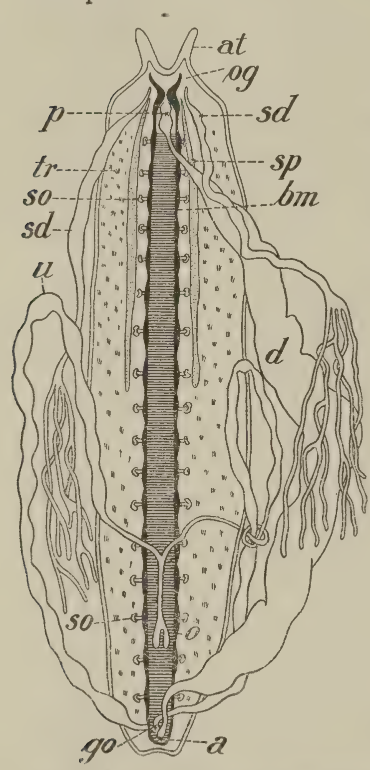


Fig. 75. Anatomie eines weiblichen, vom Rücken geöffneten Peripatus. Kombiniert aus Zeichnungen von Balfour und Moseley aus R. Hertwigs Lehrbuch der Zoologie. *a* After, *at* Antennen, *bm* Längsstränge des Nervensystems (Bauchmark), *d* Darm, *go* Geschlechtsöffnung, *o* Eierstock (Ovarium), *og* Hirn, *p* Schlundkopf (Pharynx), *sd* Schleimdrüsen, *so* Nephridien (Segmentalorgane), *sp* Speicheldrüsen, *tr* Tracheenbüschel, *u* Uterus.

Der Kopf trägt ein Fühlerpaar. In der Mundöffnung versenkt finden sich zwei Paare von Krallen, die als Kiefer verwendet werden. Seitlich vom Munde stehen zwei krallenlose Extremitätenstummel, die sog. Oralpapillen, an deren Spitze die Spinn- oder Schleimdrüsen (Fig. 75 *sd*) ausmünden, welche das zur Erzeugung von Gespinsten dienende, anfangs zäh-schleimige, später erhärtende Sekret liefern.

Was Peripatus am meisten den Myriopoden und Insekten nähert, ist der Besitz von Tracheen, feinsten die Organe umspinnenden Röhrchen (Fig. 75 *tr*), welche sie lufterfüllt mit Sauerstoff versorgen. Ursprünglich auf Hauteinstülpungen zurückführbar finden sie sich in unregelmäßiger Anordnung über die Körperoberfläche zerstreut.

Das Zentralnervensystem besteht aus dem Oberschlundganglion (Gehirn Fig. 75 *og*), von welchem zwei ventralwärts geschlängelt verlaufende Längsnervenstränge (*bm*) nach hinten ziehen, um über dem Enddarm (bei *a*) durch eine Querbrücke ineinander überzugehen. Diese den seitlichen Hälften einer Bauchganglienkette entsprechenden Stränge stehen voneinander ziemlich weit ab und sind in jedem Segment durch zahlreiche Queranastomosen miteinander verbunden.

Die übrigen inneren Organe geben zu keinen besonderen Bemerkungen Veranlassung. Der Darm verläuft gestreckt, nicht wie bei den Insekten schlingenbildend. Malpighische Gefäße werden vermißt. Die paarigen Gonaden münden durch besondere Ausführungsgänge am hinteren Körperende. Das Herz ist ein mit seitlichen Ostienpaaren versehenes Rückengefäß.

Die Myriopoden.

Die gestaltenreiche Gruppe der Myriopoden oder Tausendfüße leitet unsere Betrachtung zu den Insekten hinüber. Stärker bepanzer als Peripatus, mit dem sie die homonome Körpersegmentierung gemein haben, führen sie an allen Leibesringen gegliederte, mit einfacher Klaue endende Extremitäten. Vor allem ist es die Untergruppe der Chilopoden, denen wir die in den Ländern zwischen den Wendekreisen wegen ihres Bisses gefürchteten Scolopendern zu-

rechnen, welche den Übergang zu den einfachsten und ursprünglichsten Formen der Insekten, den flügellosen Apterygogenea, vermittelt.

Segmentierung des Insektenkörpers.

Der Körper der *Kerbtiere* (*Insecta*) oder der Sechsfüßigen (*Hexapoda*) gliedert sich in drei scharf geschiedene Regionen, welche als Kopf, Brust (Thorax) und Hinterleib (Abdomen) bezeichnet werden (Fig. 76 und 77, vgl. auch Fig. 81). Der Kopf, eine rundliche Kapsel, aus völlig verschmolzenen Segmenten bestehend, zeigt sich als geschlossene Einheit, am Thorax können wir die Segmentgrenzen in der Form von Nähten erkennen, indes das Abdomen aus beweglichen freien Segmenten besteht. Der Kopf ist der Träger des Gehirns (Fig. 77 *g*), der Sinnesapparate und des Mundes (*m*); der Thorax, im Inneren fast nur von Bein- und Flugmuskeln erfüllt, dient der Lokomotion, während die Organe der vegetativen Sphäre ins Abdomen verlagert sind. Von Anhängen trägt der Kopf die Fühler (Fig. 76 *ant*, Fig. 77 A) und die Mundwerkzeuge (Fig. 76 *mw*, Fig. 77 *md*, mx^1 mx^2), der Thorax die Beine (p_1, p^2, p^3) und Flügel (al_1, al_2); das Abdomen kann im ausgebildeten Zustande (Imago) als extremitätenlos bezeichnet werden. Nur bei gewissen Insekten niederer Ordnungen, wie bei den Küchenschaben, den Grillen, den Eintagsfliegen und den Perlariden finden sich Anhänge (Cerci), welche fühlerähnlich dem Hinterleibsende eingefügt sind und als umgewandelte Extremitäten gelten (Fig. 76 *cer*). Dem Embryo der Insekten kommen nämlich abdominale Extremitätenrudimente zu und auch bei gewissen Larven z. B. den Schmetterlingsraupen finden sich noch Extremitätenstummel an den Abdominalsegmenten. Aus solchen abdominalen Anlagen des 11. Hinterleibssegmentes sind die Cerci herzuleiten, während die in der Umgebung der Geschlechtsöffnung am 8. und 9. Segmente sich findenden sog. Gonapophysen nach den Feststellungen Heymons' nicht als Extremitäten aufzufassen sind.

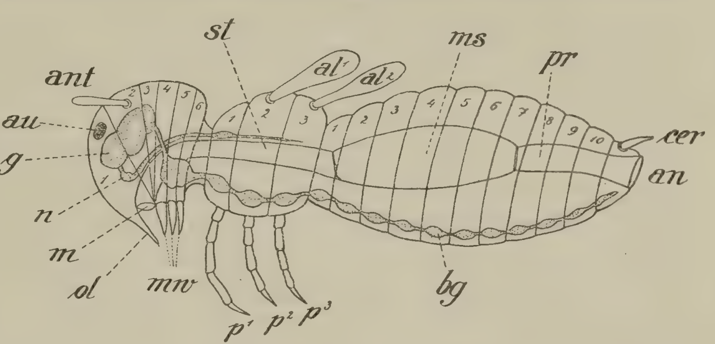


Fig. 76. Schematische Darstellung der Gliederung des Insektenkörpers. Nach BERLESE. Die drei Hauptabschnitte des Körpers folgen von links nach rechts als: Kopf, Thorax und Abdomen. Im Kopf bedeutet *1* das primäre Kopfsegment, *2* das Antennensegment, *3* das Vorkiefersegment, *4*, *5* und *6* die drei Segmente der Mundwerkzeuge; der Thorax besteht aus den drei Segmenten *1*, *2*, *3*; das Abdomen zählt *1*—*10* Abdominalsegmente und das Endsegment. al^1 Vorderflügel, al^2 Hinterflügel, *an* After, *ant* Antenne, *au* Auge, *bg* Bauchganglienkette, *cer* Cerci, *g* Gehirn, *ol* Oberlippe, *m* Mund, *ms* Mitteldarm (Mesenteron), *mw* Mundwerkzeuge, *n* Schlundnerven, p^1, p^2, p^3 erstes, zweites und drittes Thoraxbeinpaar, *pr* Enddarm (Proctodaeum), *st* Vorderdarm (Stomodaeum).

Kopf.

Der Kopf der Insekten entsteht durch innige Verschmelzung des primären Kopfsegmentes (Fig. 76, 1), welches sich im Embryo durch die mächtigen Scheitellappen (Gehirnanlagen vgl. Fig. 81) kennzeichnet und an dessen hinterem Rande die Mundöffnung sich ausbildet, mit einer Reihe nachfolgender extremitätentragender Segmente (Fig. 76, 2—6). Auch die Fühler (Antennen) werden ursprünglich hinter dem Munde angelegt (*an* in Fig. 81 C) und erst sekundär

bei der Ausbildung der Kopfkapsel durch einen eigenartigen Umrollungsprozeß nach vorn und aufwärts verlagert. Sie gehören dem ersten auf das primäre Kopfsegment folgenden Segmente (Fig. 76, 2) an. Da wir am Kopfe der Insekten im ganzen vier Anhangspaare (die Antennen, die Mandibeln und die beiden Maxillenpaare) vorfinden, so würden wir vermuten, daß es sich um vier gliedertragende Segmente handelt, welche mit dem primären Kopfsegmente in die Bildung dieser Region eingehen. Indessen haben embryologische Untersuchungen noch das Vorhandensein eines zwischen Antennen- und Mandibularsegment sich einschiebenden, seine Selbständigkeit bald aufgebenden intercalaren oder Vorkiefersegmentes dargetan (Fig. 76, 3).

Als Anhänge des Kopfes sind die Fühler und die Mundwerkzeuge zu betrachten. Die Fühler, mannigfaltig gestaltet, sind in letzter Linie stets auf eine einfache Gliederreihe zurückzuführen, mögen sie gesägt, gekämmt, mit Lamellen besetzt, knieförmig abgebogen oder wie immer umgebildet erscheinen. Den Mund umstellen: die einfache, nicht auf Extremitätenbildungen zurückführbare Oberlippe (Fig. 76, 77 *ol*), die stets tasterlosen Mandibeln (Fig. 77 *md*), welche bei den Formen mit kauenden Mundwerkzeugen meist eine starke bezahnte Kaulade darstellen, und zwei Maxillenpaare (mx^1, mx^2), zarter gebaute, mit gracileren Ladenteilen und mit Palpen versehene Anhänge, von denen die des zweiten Paares durch mediane Verwachsung ihres Stammteiles zur Bildung einer Art von Unterlippe Veranlassung geben. Die mannigfachen Umbildungen, welche die Mundwerkzeuge in den gestaltenreichen Legionen der Insekten erfahren, indem sie je nach der Lebensweise, nach ihrer Verwendung zu bestimmten Zwecken in Anpassung an eine leckende, nectarschlürfende oder nach erfolgtem Einstich aufsaugende Art der Nahrungsaufnahme verändert werden, gehören zu den lehrreichsten und viel bearbeiteten Gebieten vergleichend morphologischer Forschung.

Der Kopf der Insekten ist als Träger nicht aller, aber der hauptsächlichsten Sinnesapparate zu betrachten. Wir finden hier Augen zweierlei Art: einfache sog. Punktaugen oder Ocellen, bei den Larvenformen verbreitet und im Imagostadium vielfach in Dreizahl an der Stirn zu erkennen, während die hochkomplizierten Facettenaugen, deren musivisches Sehen den Physiologen von Johannes Müller bis auf Sigmund Exner zu wichtigen Erörterungen Anlaß geboten hat, bei den ausgebildeten Formen der Insekten die Seitenteile des Kopfes einnehmen. Die Fühler werden als Tastorgane und Organe der Geruchswahrnehmung betrachtet, während die Geschmacksperzeption an bestimmte, von v. Rath genauer erforschte, kegelförmige Chitinpapillen des Gaumens, der Maxillen und der Unterlippe gebunden erscheint. Dagegen finden sich die sog. Chordotonalorgane, saitenartig die Leibeshöhle durchziehend, in verschiedenen Regionen des Körpers. Ihnen sind auch die als Hörapparate gedeuteten Tympanalorgane an den Beinen der Locustiden u. a. zuzurechnen.

Thorax. Die Thoraxregion besteht aus drei als Pro-, Meso- und Metathorax unterschiedenen Segmenten (Fig. 76, 1—3 bei *st*), von denen der Prothorax in manchen Ordnungen eine gewisse Selbständigkeit bewahrt. Die drei Brustsegmente

tragen die in charakteristische Abschnitte gegliederten mit doppelter Endkralle endenden Beine (p^1—p^3), während Flügel als abgegliederte mit sog. Nervatur (aus chitinösen Adern oder Rippen, welche den zarten Flügel gespannt erhalten, bestehend) durchsetzte Hautfalten der Dorsalseite des Meso- und Metathorax der Imagines sich angeheftet finden (Fig. 76 und 77 al_1, al_2), wahrscheinlich aus seitlichen Fortsetzungen der Rücken- oder Tergalplatten, nicht, wie Gegenbaur vermutete, aus umgewandelten Tracheenkiemen wasserlebender Vorfahren entstanden.

Abdomen.

Die Abdominal- oder Hinterleibsregion setzt sich im Embryo aus 11 Segmenten zusammen, von denen das letzte, welches bei manchen ursprünglichen Formen die oben erwähnten Cerci entwickelt, frühzeitig der Rückbildung anheimfällt. Setzt sich so das Abdomen der meisten Insekten im ausgebildeten Zustande aus 9–10 meist frei gegeneinander beweglichen Segmenten zusammen (Fig. 76, 1—10 bei *ms*), so kann diese Zahl durch fernrohrartige Einziehung der letzten Segmente, durch nähere Angliederung des ersten Abdominalsegmentes an den Thorax (segment médiaire der Hymenopteren), durch stielförmige Umbildung desselben eine scheinbare weitere Reduktion erfahren.

Innerer Bau der Insekten.

Es ist nicht beabsichtigt, auf die unendlichen Verschiedenheiten, die sich dem Untersucher des inneren Baues der Insekten darbieten, hier im einzelnen einzugehen: auf die mannigfaltigen Varianten, denen die verschiedenen Organe je nach der Lebensweise, nach der eigentümlichen Art der Nahrungsbeschaffung bei räuberischer, carnivorer oder mehr vegetarischer Ernährungsweise, beim Übergang zu halbparasitärer oder völlig parasitärer Beschaffung der Lebensmittel, bei Anpassung des Zeugungs- und Entwicklungszyklus an den Wechsel der Jahreszeiten in gemäßigten Breiten usw. unterliegen. Nur auf einige Punkte der inneren Anatomie sei hingewiesen, welche die Insekten den übrigen Gruppen der Gliederfüßer gegenüber vor allem kennzeichnen. Zunächst das Vorhandensein des Fettkörpers. Eröffnen wir das Körperinnere, die Leibeshöhle eines Insekts, so fällt uns auf, daß alle Organe von feinsten Ausläufern silberglänzender, dichotomisch sich verästelnder Tracheenröhrchen umsponnen sind und daß sich zwischen ihnen in scheinbar unregelmäßiger Anordnung lappen- oder bandförmig gestaltete Komplexe eines an Reservenahrungsstoffen, vor allem an Fetten reichen cellulären Gewebes ausbreiten. Diese allen Organen anhaftenden, oft kreidig weißen oder blaß gelblichen Fettkörperläppchen behindern ebensosehr die mühselige Präparation der inneren Körperteile der Insekten, wie das Gespinst der Tracheen, welche, die einzelnen Organe in ihrer relativen Lage erhaltend, hier die Rolle von Mesenterien übernehmen.

Der Darm der Insekten, bei den ursprünglichen Formen und besonders bei den Larven noch einfach gerade gestreckt, bei den höher entwickelten Imagines und vor allem bei den durch relative Länge des Darmkanals bemerkenswerten Pflanzenfressern in Schlingen gelegt, zeigt in besonderer Deutlichkeit die Scheidung in drei genetisch voneinander verschiedenen Abschnitte, die wir auf das Stomodaeum, Mesenteron und Proctodaeum der Embryonen (Fig. 76 und 77 *st*, *ms*, *pr*) beziehen, und von denen jeder wieder in einzelne

funktionell und dem Baue nach verschiedene Unterabteilungen zerfallen kann. Stomodaeum und Proctodaeum, als aus Einstülpungen der äußeren Haut hervorgegangen, sind im Inneren mit einer bei jeder Häutung sich erneuernden Chitincuticula ausgekleidet. Der drüsenreiche, mit Crypten versehene und einer regelmäßigen Regeneration des Epithels unterliegende Mitteldarm entbehrt jener umfangreichen Leberanhänge, welche zu den kennzeichnenden Merkmalen der inneren Anatomie der höheren Krebse und der Arachniden gehören, während einfachere Blindsäcke, Pylorusanhänge verschiedener Art bei manchen Formen seinen Anfangsteil einnehmen. Speicheldrüsen (Fig. 77 *sp*), bei manchen Larven zu Spinndrüsen umgewandelt, ergießen ihr Sekret in die Mund-

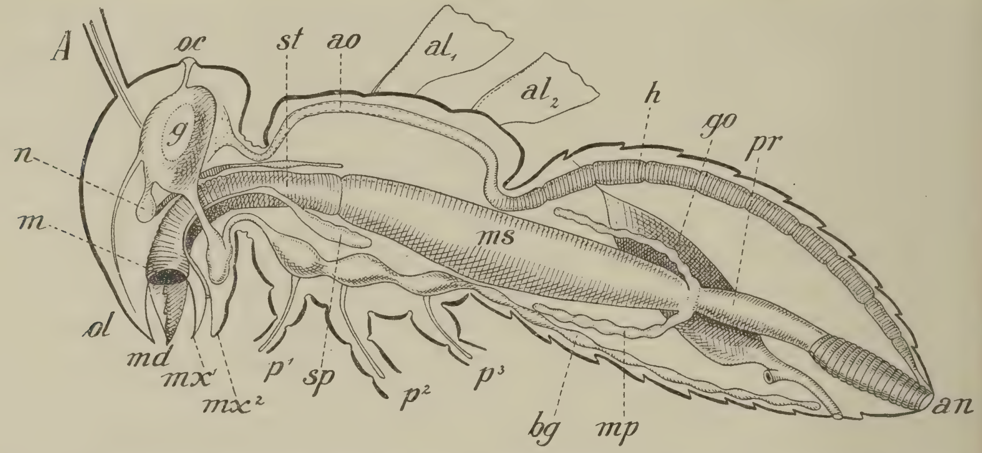


Fig. 77. Schematischer Längsschnitt durch ein Insekt. Nach BERLESE. *A* Antenne, al_1 Vorderflügel, al_2 Hinterflügel, *an* After, *ao* Aorta, *bg* Bauchganglienkette, *g* Gehirn, *go* Gonade, *h* Herz, *m* Mund, *md* Mandibel, *mp* Malpighische Gefäße, *ms* Mitteldarm (Mesenteron), mx^1 erste Maxille, mx^2 zweite Maxille, *n* Schlundnerven, *oc* Ocellus (einfaches Auge), *ol* Oberlippe, p^1, p^2, p^3 erstes, zweites und drittes Thoraxbein, *pr* Enddarm (Proctodaeum), *sp* Speicheldrüsen, *st* Vorderdarm (Stomodaeum).

region. Die Grenze von Mitteldarm und Enddarm (Proctodaeum) ist durch die Einmündungsstelle der Malpighischen Gefäße gekennzeichnet (Fig. 77 *mp*).

In letzteren erblicken wir den Exkretionsapparat der Insekten. Bei der Rückbildung, welche das System der Nephridien wohl in Anpassung an das Landleben in dieser Gruppe erfahren hat, übernahmen, wie schon bei gewissen Crustaceen (Fig. 68 *DS*), bestimmte Darmanhänge das Geschäft der Harnbereitung. Die Malpighischen Gefäße der Insekten, wechselnd an Zahl, häufig in großer Zahl vorhanden, doch oft nur in 2—3 Paaren erscheinend, gehören dem Enddarm an, in dessen Anfangsteil mündend sie ihr Exkret ergießen. Gelblich gefärbt, mit Kristallen von Harnsäure, Kalkoxalat und Taurin erfüllt, sind ihre Epithelien, wie auch die Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen, zur Elimination von indigschwefelsaurem Natron aus dem Blute befähigt. Die Ähnlichkeit dieser Bildungen mit den gleichnamigen Organen der Skorpione ist überraschend. Doch stellt sich der Statuierung einer wahren Homologie die Tatsache hindernd entgegen, daß die Exkretionskanälchen der Skorpione und Spinnen dem Mitteldarm angehören, während die der Insekten als Auswüchse des Proctodaeums ihren Ursprung nehmen.

Wenn bei *Peripatus* die einzelnen Tracheenbüschel in unregelmäßiger Verteilung (Fig. 75 *tr*) an der Körperoberfläche entspringen, so hat im Kreise der Insekten, wie auch schon bei den Tausendfüßern, das System dieser Atmungsapparate gesetzmäßige Anordnung erfahren. Wir finden an gewissen Thoraxsegmenten und an einer größeren Zahl abdominaler Segmente seitlich je ein Paar von Eingängen des Tracheensystems (sog. Stigmen), welche zunächst in einen Stigmenast führend zwei seitliche Hauptkanäle mit Luft speisen, von denen zahlreiche Äste, sich vielfach verzweigend, an die einzelnen Organe herantreten. Das seltene Vorkommen von Tracheenstigmen am Kopfe, wie in der Symphylengattung Scolopendrella, deutet vielleicht darauf hin, daß ursprünglich jedem Körpersegmente ein Stigmenpaar zukam. Es ist vielfach bemerkt worden, daß bei den Insekten die Luft den einzelnen respirationsbedürftigen Organen direkt zugeführt wird, während bei den meisten Tieren der von den Atmungsorganen aufgenommene Sauerstoff an das Blut gebunden den einzelnen Körperteilen unter Vermittlung eines umständlichen Transportes zugeführt wird.

Als Hauteinstülpungen entstanden, werden die Tracheenröhrchen innen von einer chitinösen, meist mit spiraliger Verdickungsleiste versehenen Membran ausgekleidet, welche bei jeder Häutung abgestoßen und erneuert wird.

Das Zentralnervensystem der Insekten (Fig. 76 und 77 *bg*), die bekannte Form der Bauchganglienkette darbietend und durch Zusammenrücken der einzelnen Ganglienpaare vielfach einer Konzentration unterliegend, weicht nicht von dem im allgemeinen für die Arthropoden entwickelten Typus ab. An den Geschlechtsorganen (Fig. 77 *go*) ist die Auflösung der Keimdrüsen in ein Multiplum einzelner kleiner keimbereitender Apparate, welche im männlichen Geschlechte als Hodenfollikel, im weiblichen Geschlechte als Eiröhren bezeichnet werden, bemerkenswert. Diese zahlreichen den Eierstock zusammensetzenden Eiröhrchen sind durch Endfäden an das Pericardialseptum mesenterienartig (vgl. Fig. 84 *g*) befestigt. Es ist hervorzuheben, daß bei einigen Thysanuren (Japyx) die Ovarialröhren gering an Zahl in streng segmentaler Anordnung sich finden. Die Geschlechtsausführungsgänge, auf umgewandelte Nephridien zurückzuführen, münden ventralwärts vor dem After in der Region des 8. und 9. Abdominalsegmentes (Fig. 77).

D. Die Entwicklung der Arthropoden im Ei.

Wie in allen Fällen, so liefert auch hier die Verfolgung der Entwicklungsvorgänge im Eie den wahren Schlüssel für das Verständnis des morphologischen Aufbaues des Arthropodenkörpers. Wenn der im Vorstehenden gegebene flüchtige Überblick uns bei aller Mannigfaltigkeit des Baues der einzelnen Formen der Gliederfüßer ein gewisses ihm zugrunde liegendes einheitliches Schema erkennen ließ, so treten uns in der Vielheit der Erscheinungen der embryonalen Entwicklung dieser Wesen ebenfalls gewisse Züge allgemeiner Übereinstimmung entgegen. Wir heben aus der Mannigfaltigkeit der in Betracht kommenden Erscheinungen nur gewisse Beispiele hervor. Vor allem sollen

die Vorgänge in dem vieluntersuchten Insektenei als Grundlage unserer Darstellung dienen.

Superfizielle Furchung.

Merkwürdig abgeändert und durch den hohen Gehalt an Nahrungsdottersubstanzen beeinflußt verlaufen die ersten Entwicklungsvorgänge in der Form der sog. superfiziellen Furchung (Fig. 78). Das Ei der Arthropoden groß, reich an Nahrungsdotter, kugelig oder in vielen Fällen verlängert elliptisch gestaltet, zeigt im Inneren eine kompakte Nahrungsdottermasse (*do*), während die Oberfläche häufig von einer Plasmaschicht überkleidet ist, welche in Erinnerung an veraltete Anschauungen über Zellgenese den Namen „Keimhautblastem" (*kh*) bewahrt hat. In der inneren Dottermasse finden sich anfangs vereinzelte

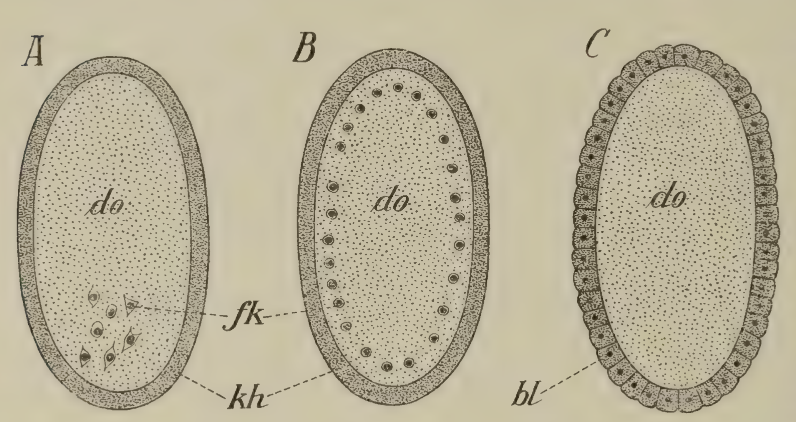


Fig. 78. Drei Stadien der sog. superfiziellen Furchung des Insekteneies. *A* enthält im Inneren mehrere Furchungskerne *fk*; *B* die Furchungskerne haben sich durch Teilung vermehrt und in einer Sphäre angeordnet; *C* die Furchungskerne rücken an die Oberfläche und veranlassen eine Ausbildung von Zellgrenzen in der oberflächlichen Schicht. *bl* Blastoderm. *do* Nahrungsdotter, *fk* Furchungskerne, *kh* oberflächliche Plasmarinde (sog. Keimhautblastem).

kernhaltige Plasmainseln, welche vom ersten Furchungskern ableitbar, und durch Teilung sich vermehrend, nach Art von Amoeben den Dotter durchwandern (Fig. 78 A und B *fk*). Wenn diese sog. Furchungszellen an die Oberfläche des Eies geratend und mit der Masse des Keimhautblastems vereinigt zur Ausbildung einer die Oberfläche des Keimes überkleidenden epithelialen Zellschicht (Blastoderm Fig. 78 C *bl*) Veranlassung geben, so ist ein Stadium erreicht, welches wir dem Blastulastadium anderer Formen gleichsetzen können. Nur ist hier das Innere des Keimes (Blastocoel) von Dottermasse erfüllt, in der nicht selten einzelne Zellen (Vitellophagen) zurückbleiben, welche die Nahrungsdotterkügelchen durch intracelluläre Verdauung bewältigend an dem weiteren Aufbau des Embryos keinen Anteil nehmen und in unserer Schilderung vernachlässigt werden können.

Peripatusentwicklung.

Ein derartiger Furchungsablauf, ein dem hier geschilderten Bilde entsprechendes Blastulastadium kommt auch bei *Peripatus* zur Beobachtung, auf dessen noch immer ziemlich lückenhaft erkannte, die Anneliden mit den Arthropoden in eigentümlicher Weise verknüpfende Embryogenese hier kurz eingegangen werden soll. Die erste Anlage des Embryos ist in einer sohlenförmigen Blastodermverdickung zu erkennen, in deren Mitte ein längliches Grübchen die Mündung der Gastrulaeinstülpung, den sog. Blastoporus (Fig. 79 A und B *bl*) andeutet. Vom Grunde dieser Einstülpung (Fig. 80 *bp*) wandern einzelne Zellen (*en*) in die zentrale Nahrungsdottermasse, an deren Oberfläche

sie sich zu einem Epithel, der Wand des späteren Mitteldarms, konstituieren (Fig. 80 C *en*). Es wird auf diese Weise eine innere Keimesschichte gebildet, während das Lumen des Mesenterons, ursprünglich von Dottermasse völlig erfüllt, erst allmählich durch Verflüssigung und Resorption der letzteren (Fig. 80 C *z*) eröffnet wird. Der Verschluß des langgestreckten Urmundes erfolgt in seinen mittleren Partien (Fig. 79 B und C *bl*), während ein vorderster und hinterster Abschnitt, dem späteren Munde und After (Fig. 79 D *m* und *a*) entsprechend, unverschlossen bleiben. Hier werden durch sekundäre Umstülpung der ektodermalen Ränder der vorderste und hinterste Darmabschnitt (das Stomodaeum und das Proctodaeum) hinzugebildet.

Frühzeitig erkennt man am hinteren Ende der Embryonalanlage eine Wucherungszone (Fig. 79 *w*), von welcher Zellen in den Raum zwischen Ektoderm und Entoderm einwuchern, die sich zu beiden Seiten des Blastoporus als Mesodermstreifen (Fig. 79 *us*) anordnen. Sie entsprechen den Mesodermstreifen der Anneliden (Fig. 61). Aber in ihrer Entstehungsweise weichen sie von den gleichnamigen Bildungen der Ringelwürmer dadurch ab, daß bei *Peripatus* Urmesodermzellen und mit ihnen eine teloblastische Wachstumsform der Mesodermstreifen vermißt werden. Der Prozeß der Sonderung des mittleren Keimblattes beruht hier auf einer vielzelligen Einwucherung. Bald werden die Mesodermstreifen in Ursegmente gegliedert (Fig. 79 *us*). Während sich in diesen letzteren durch Auseinanderweichen der Zellen die Coelomhöhlen (Fig. 80 B und C *c*) ausbilden, werden hinten von der ursprünglichen Wucherungszone aus immer neue Ursegmente hinzugebildet.

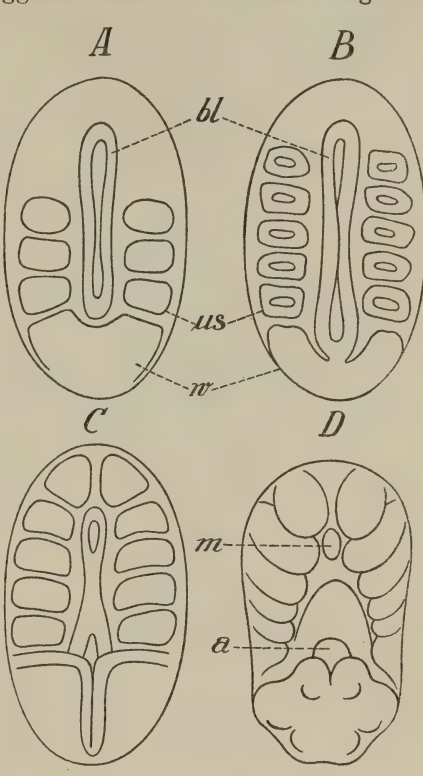


Fig. 79. Vier Entwicklungsstadien von Peripatus capensis, in der Ansicht von der Bauchseite. Nach Balfour. *A—C* zeigen den Schluß des Blastoporus und die Entwicklung der segmentierten Mesodermstreifen, *D* läßt die erste Entstehung der Extremitätenhöcker erkennen. Man sieht schon die definitive Körpergestalt des bauchseitig eingekrümmten Würmchens angedeutet. *a* After, *bl* Blastoporus, *m* Mund, *us* Ursegmente der Mesodermstreifen, *w* Wucherungszone des Mesoderms.

Wir können diese ganze an der Bauchseite des Eies von Peripatus entwikkelte Zone embryonaler Bildungen (Fig. 80 A und B), welche durch das Vorhandensein von Mund und After und durch die seitlichen Mesodermstreifen gekennzeichnet ist und an welcher bald knospenartig die Extremitätenanlagen hervorsprossen, als ein Ganzes zusammenfassen und bezeichnen sie als Keimstreif. Auch bei gewissen Anneliden, so vor allem bei den Regenwürmern und den Blutegeln, werden die wichtigsten Organbildungen des Embryos streifenförmig angelegt (vgl. Fig. 61 sowie den Text S. 239). Diese Verhältnisse sollen

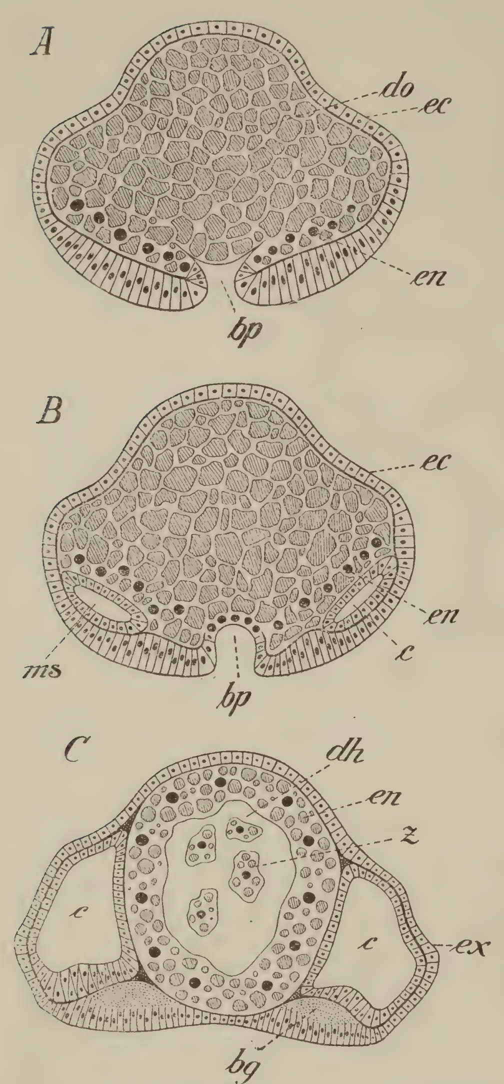


Fig. 80. Drei aufeinander folgende Entwicklungsstadien von Eoperipatus weldoni. Schematische Querschnitte nach Evans. *A* zeigt die Art der Entodermbildung. Man vergleiche Fig. 82 *A*, die Entodermbildung am Insektenkeimstreif betreffend. Die Verhältnisse beider Formen unterscheiden sich insofern, als bei Eoperipatus die Entodermzellen (*en*) sich im Nahrungsdotter zerstreuen, während sie bei den Insekten vereinigt bleiben. *B* zwischen Ektoderm (*ec*) und Entoderm (*en*) haben sich die Mesodermstreifen (*ms*) eingeschoben, welche hier bereits in Coelomsäckchen gegliedert sind. Man vergleiche die Fig. 79 *B* und das auf Anneliden bezügliche Bild Fig. 61 S. 239, sowie Fig. 82 *D*. *C* die Entodermzellen (*en*) konstituieren sich zur Bildung der Darmwand. Durch Auflösung degenerierender Zellen (*z*) ist die Darmhöhle (*dh*) zur Ausbildung gelangt. Seitlich wachsen die Extremitätenhöcker (*ex*) aus. Die Anlage des Bauchmarks ist als Ektodermverdickung kenntlich. *bg* Anlage des Bauchmarks (Längsnervenstränge), *bp* Urmund (Blastoporus), *c* Coelomsäckchen, *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *ex* Extremitätenhöcker, *dh* Darmhöhle, *do* Nahrungsdotter, *ms* Mesodermstreifen, *z* degenerierende Zellen in der Darmhöhle.

uns ein gewisses Verständnis für die Tatsache eröffnen, daß bei den Insekten die Embryonalanlage als Keimstreif (Fig. 81, 82 und 83) in einen noch schärferen Gegensatz zu den übrigen Partien des Eies tritt, welche an Organbildungen steril, einem dorsalen Dottersacke vergleichbar, allmählich von der Keimstreifanlage umwachsen werden.

Querschnitte durch Embryonen von Peripatus lassen in diesen Stadien erkennen, daß die seitlichen Partien durch die an den Mitteldarm angrenzenden Coelomsäcke (Fig. 80 C *c*) eingenommen werden. Wir bemerken, daß die letzteren weder über noch unter dem Darm zur Bildung eines Mesenteriums zusammenrücken. Vielmehr finden sich hier später ziemlich umfangreiche Hohlräume, welche durch sekundäre Wiedereröffnung von Räumen der primären Leibeshöhle, durch ein Abrücken des Ektoderms vom Entoderm entstanden zu denken sind. Diese Räume werden von Zellen der Coelomsackwand durchsetzt und in dem so entstandenen mesenchymatischen Gewebe entwickelt sich die definitive Leibeshöhle von Peripatus. Die Coelomsäcke, deren Wand durch Abgabe der erwähnten Mesenchymzellen sich in ihrem Bestande an Zellen erschöpfte, schrumpfen zusammen und gehen einer allmählichen Auflösung entgegen. Sie zerfallen in einzelne Unterabteilungen, von denen einige mit den Pseudocoelräumen der definitiven Leibeshöhle verschmelzen, andere sich als Gonadensäckchen und als geschlossene Endsäckchen der Nephridien erhalten.

Die Anlage der Bauchganglienkette (Fig. 80 C *bg*) findet sich ursprünglich in der Form paariger Stränge, welche als Verdickungen des äußeren Keim-

blattes angelegt und später durch einen Abspaltungsprozeß von der äußeren Haut abgetrennt werden (vgl. Fig. 40 S. 215).

Keimblätterbildung der Insekten.

Bei den *Insekten* verläuft die Keimblätterbildung auf ähnliche Weise wie bei *Peripatus*. Auch hier wird die erste Anlage des Keimstreifs in der Gestalt einer frühzeitig segmentierten Blastodermverdickung (Fig. 82 A *ec*) kenntlich,

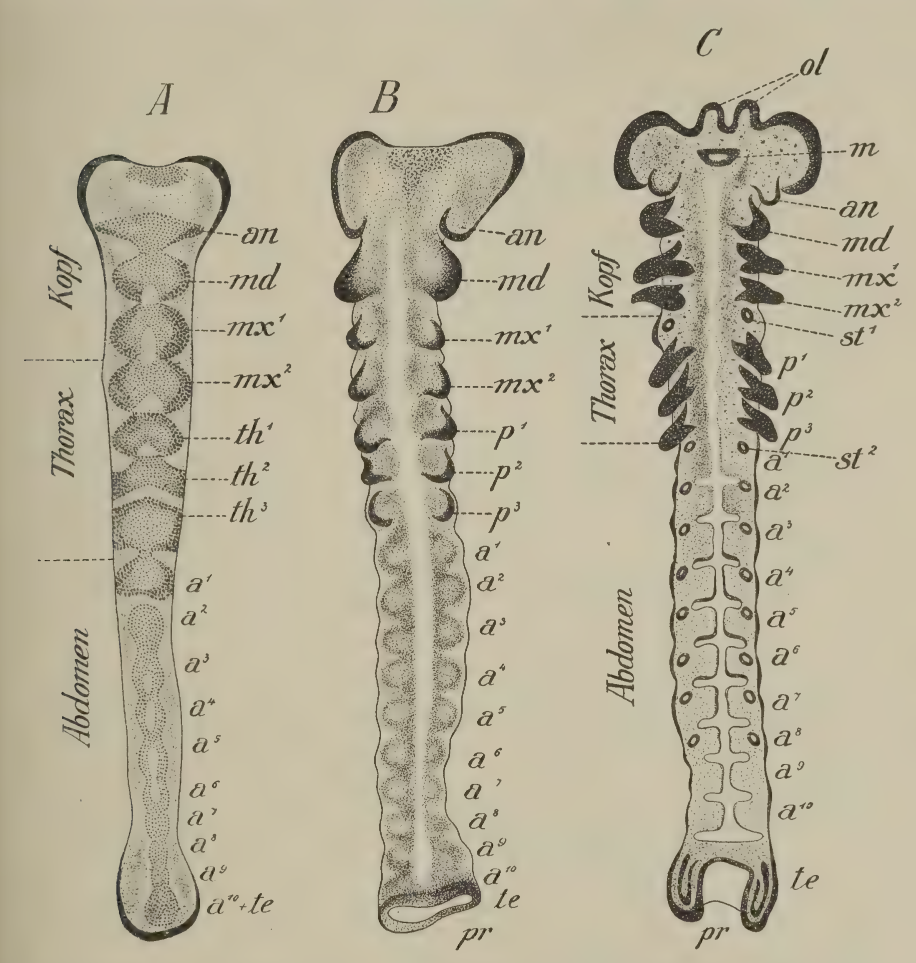


Fig. 81. Drei aufeinander folgende Stadien in der Entwicklung eines Insektenkeimstreifs (Pieris Brassicae, des Kohlweißlings). Nach Graber aus Berlese. $a^1, a^2, a^3 \dots a^{10}$ Abdominalsegmente, *an* Antenne, *m* Mund, *md* Mandibel, mx^1 erste Maxille, mx^2 zweite Maxille (in *A* nur die Anlage der betr. Segmente andeutend), *ol* Anlage der Oberlippe, p^1, p^2, p^3 Thoraxbeinpaare, st^1 erstes Stigmenpaar, st^2 zweites Stigmenpaar, *pr* Proctodaeum oder Enddarm, *te* Telson oder Endsegment, th^1, th^1, th^3 Thoraxsegmente.

in deren Mitte eine längsverlaufende Rinne oder Furche den Blastoporus (Fig. 82 A *p.en*) darstellt. Der Verschluß dieser Rinne vollzieht sich auch hier derart, daß jene Stellen, an denen später die Stomodaeum- und Proctodaeumeinstülpungen zur Ausbildung kommen, sich am spätesten schließen. Die Zellen dieser Gastrularinne breiten sich unter dem Ektoderm des Keimstreifs aus (Fig. 82 B) und liefern so dessen unteres Blatt, welches die Anlage des Entoderms und der Mesodermstreifen in sich birgt (Fig. 82 C *p.en*).

Keimhüllen.

Die Keimstreifanlage der Insekten grenzt sich von ihrer Umgebung dadurch so scharf ab, daß sich an ihren Rändern eine Blastodermfalte (Fig. 82 B *af*) erhebt, welche den Keimstreif völlig überwachsend (Fig. 82 C), denselben mit einer doppelten Hülle (Amnion *am* und Serosa *se*) überdeckt. Der Keimstreif rückt auf diese Weise von der Oberfläche des Keimes ab (Fig. 83 A und B *am* und *se*) und gerät in das Innere einer unter den genannten Hüllenbildungen gelegenen Höhle, der Amnionhöhle. Wir werden auf diese Adnexe des Embryos der Insekten, welche sehr an die gleichbenannten Hüllenbildungen im Keime der höheren Vertebraten gemahnen, im folgenden nicht weiter zurückkommen. Uns interessieren mehr die Umbildungen, welche die eigentliche Embryonalanlage, vor allem das untere Blatt, im weiteren Verlaufe erfährt.

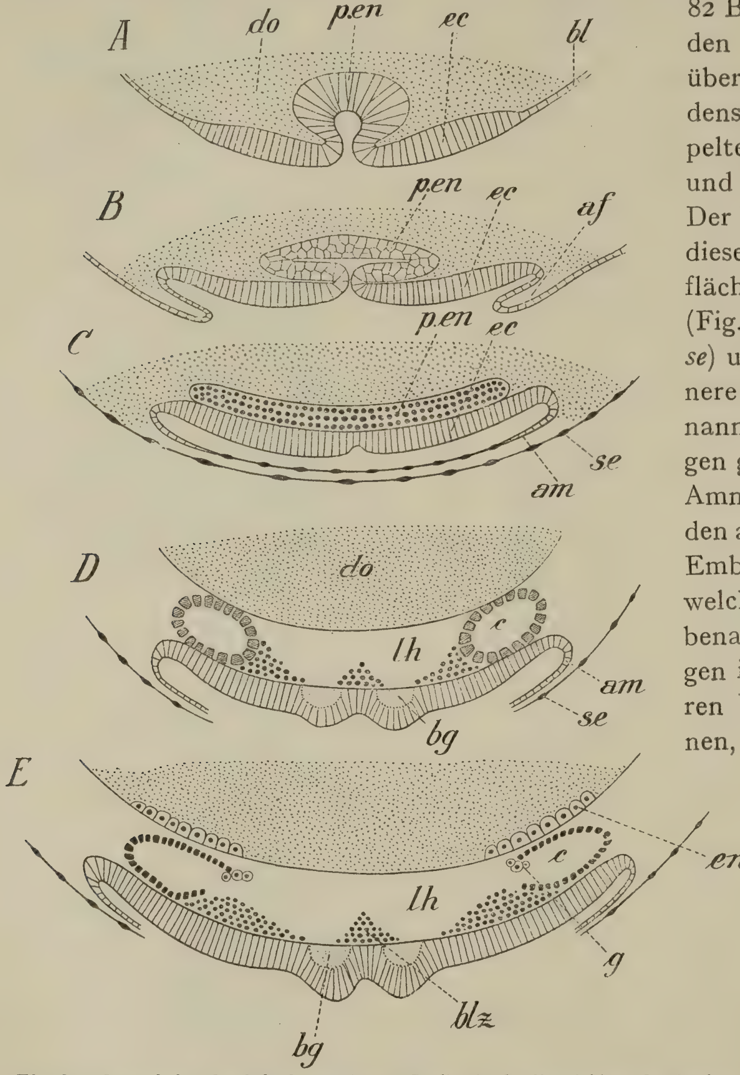


Fig. 82. Querschnitte durch fünf verschiedene Stadien in der Entwicklung des Insektenkeimstreifs. Schema. Man vergleiche hierzu Fig. 81 und 83. *af* Amnionfalte, *am* Amnion, *bg* Anlage der Bauchganglienkette, *bl* Blastoderm, *blz* sog. Blutzellenstrang, *c* Coelomsäckchen, *do* Nahrungsdotter, *ec* Ektoderm des Keimstreifs, *en* Anlage des Mitteldarmepithels (sog. Enteroderm), *g* Genitalzellen, *lh* definitive Leibeshöhle, *p.en* primäres Entoderm (gemeinsame Anlage von Enteroderm und Mesoderm; diese Anlage wird in Fig. *C* als unteres Blatt des Keimstreifs bezeichnet), *se* Serosa. Die Embryonalhüllen (Amnion *am* und Serosa *se*) sind in *D* und *E* nicht vollständig eingezeichnet. Diejenigen Teile des Querschnittes durch das ganze Ei, welche in unseren Zeichnungen weggelassen sind, enthalten nur Nahrungsdotter *do* und sind an der Oberfläche von der Serosa *se* (dem Blastodermrest) bedeckt (vgl. Fig. 84 *A*).

Darmentwicklung.

Zunächst treten an den beiden Enden der oben erwähnten Gastrularinne zwei Ektodermeinstülpungen (Fig. 81 *m* und *pr*, 83 C *st* und *pr*) auf, welche den späteren Vorderdarm (Stomodaeum) und den Enddarm (Proctodaeum) liefern. Wenn diese ursprünglich blind endigenden Einstülpungen sich in die Tiefe versenken, nehmen sie vom unteren Blatte je eine Zellgruppe (Fig. 83 C *en*) mit sich in die Tiefe,

welche sich in eigentümlicher Weise an der Dotteroberfläche ausbreitet und die Anlage des Mitteldarmepithels, das Entoderm, darstellt. Wir finden hier sonach eine gedoppelte Entodermanlage, einen vorderen dem Stomodaeum anhaftenden (Fig. 83 C *en*) und einen hinteren, dem Proctodaeum angefügten (*en'*) Mitteldarmkeim — ein eigentümliches Verhalten, welches vielleicht dadurch unserem Verständnis näher gebracht wird, daß beide Anlagen durch einen medianen Zellstrang des unteren Blattes, welchen die Embryologen als Blutzellenstrang (Fig. 83 C *bz*, 82 E *blz*) bezeichnen, miteinander in Verbindung stehen.

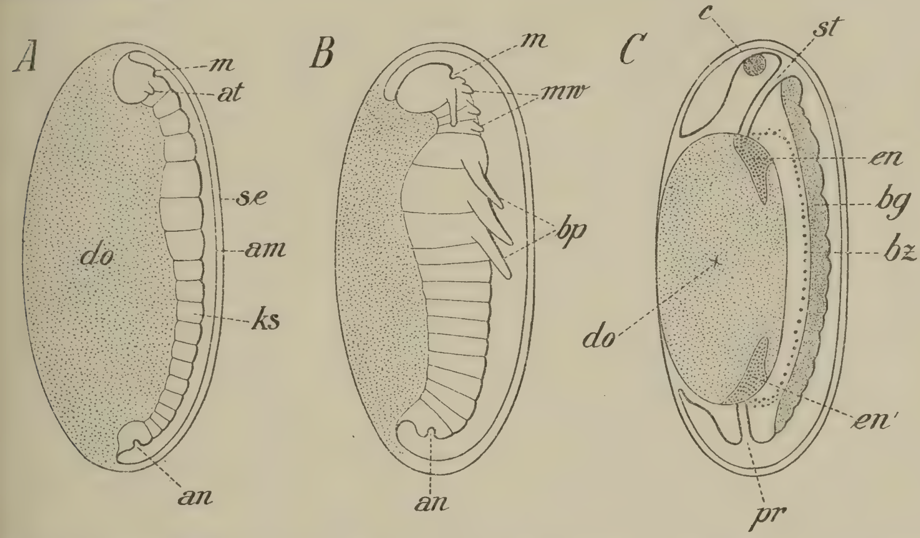


Fig. 83. Drei Insekten-Embryonen in der Ansicht von der rechten Körperseite, *C* (nach einer Zeichnung GROBBENS) im Medianschnitt. Man vergleiche Fig. 82. *am* Amnion, *at* Antenne, *bg* Bauchganglienkette, *bp* Beinpaare der Thoraxregion, *bz* sog. Blutzellenstrang, *c* Gehirnanlage, *do* Nahrungsdotter, *en* vorderer Mitteldarmkeim, *en'* hinterer Mitteldarmkeim, *ks* Keimstreif, *m* Mund, *mw* Mundwerkzeuge, *pr* Proctodaeum (Enddarm), *se* Serosa, *st* Stomodaeum (Vorderdarm).

Mesodermstreifen.

Nach Absonderung der Mitteldarmkeime und des Blutzellenstranges bleiben zwei seitliche Streifen des unteren Blattes übrig, welche wir nun als Mesodermstreifen bezeichnen. An ihnen macht sich im folgenden die Segmentierung des Keimstreifens besonders bemerkbar und bald treten in ihnen paarweise angeordnete Säckchen auf, welche wir als Ursegmente oder Coelomsäckchen (Fig. 82 D *c*) bezeichnen. Sie sind in den verschiedenen Gruppen der Insekten von wechselnder Mächtigkeit. Im Keime der Orthopteren am stärksten entwickelt, sind sie bei anderen Formen, so z. B. bei den Käfern weniger ausgebildet, bei denen nicht das ganze Zellmaterial der Mesodermstreifen zur Ausbildung der Coelomsackwände verbraucht wird. Währenddes die Coelomhöhlen sich entwickeln, entsteht noch ein weiteres System von unregelmäßigeren Hohlräumen, welche ihrem Ursprunge nach auf eine Abhebung des Keimstreifs von der Dotteroberfläche zurückzuführen sind, und diese Lücken, gegen welche sich später die Coelomhöhlen eröffnen (Fig. 82 E), sind als Anlage der definitiven Leibeshöhle der Insekten zu betrachten (Fig. 82 D und E *lh*).

Umbildungen des Coeloms.

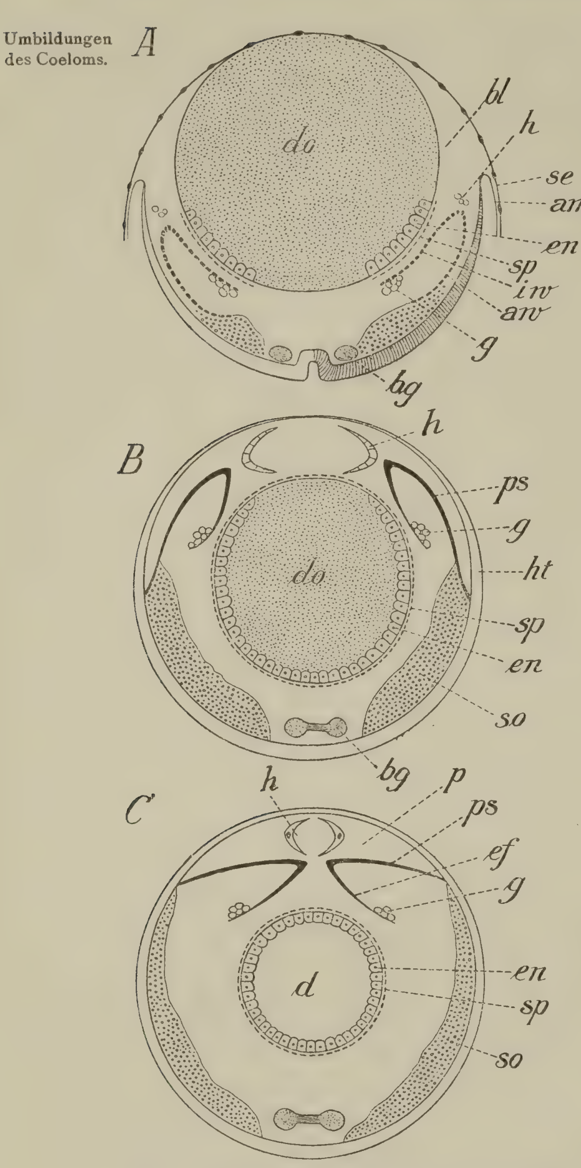


Fig. 84. Drei Querschnitte durch spätere Entwicklungsstadien von Insekten-Embryonen. Schema. In *A* sind noch die Embryonalhüllen (Serosa *se* und Amnion *am*) angedeutet. Man vergleiche diesen Schnitt mit dem Fig. 82 *E*. In *B* und *C* sind die Embryonalhüllen bereits durch Rückbildung verloren gegangen. Der Leser vergleiche auch Fig. *C* mit dem Querschnitt Fig. 63 *B*. *am* Amnion, *aw* äußere Wand des Coelomsäckchens (wird später zum Pericardialseptum *ps*), *bg* Anlage der Bauchganglienkette, *bl* Blutsinus, *d* Darmlumen, *do* Nahrungsdotter, *ef* Endfadenplatte, *en* Entoderm (Anlage des Mitteldarmepithels), *g* Anlage der Geschlechtsorgane, *h* Herzanlage, *ht* Haut (Epidermis), *iw* innere Wand des Coelomsäckchens (wird später zur Endfadenplatte *ef*), *p* Pericardialsinus, *ps* Pericardialseptum, *se* Serosa, *so* somatische Schicht des Mesoderms (Anlage der Körpermuskulatur, des Fettkörpers, Bindegewebes usw.), *sp* splanchnische Schicht des Mesoderms (Anlage der Darmmuskelschicht).

Um die Umbildungen, welche die Coelomsäckchen im weiteren Verlaufe erfahren, richtig verstehen zu können, müssen wir uns daran erinnern, daß der Keimstreif in die Breite wachsend allmählich den ganzen Embryo umhüllt (Fig. 83 A und B, 84), wodurch die Dottermasse (*do* in Fig. 84 B) ins Innere des Keims (in die Mitteldarmhöhle) gelangt. Der Keimstreif repräsentiert ursprünglich die Anlage der Bauchseite des Insekts (Fig. 83 A). Der Rücken wird erst später durch das erwähnte Breitenwachstum des Keimstreifs gebildet, indem sich seine Ränder daselbst in einer medianen Verwachsungsnaht aneinanderschließen. Wir werden sonach in den seitlichen Rändern des Keimstreifs die Anlagen derjenigen Bildungen vorfinden, welche im ausgebildeten Insekt die Mittellinie des Rückens einnehmen und so werden wir verstehen, daß die Herzanlage hier, wie das Rückengefäß der Anneliden aus einer paarigen Anlage hervorgeht (*h* in Fig. 84 A).

Die Wand der Coelomsäckchen, welche sich nun schon an ihrer medialen Seite gegen die definitive Leibeshöhle eröffnet haben (Fig. 82 E *c*, 84 A), erschöpft sich durch Zellabgabe. Sie liefert Elemente des Bindegewebes, des Fettkörpers, der Körpermuskeln (Fig. 84 B, *so*). Ebenso spaltet sich die Anlage der splanchnischen oder Darmmuskelschicht (Fig. 84 A *sp*) von ihr ab. Schließlich bleibt ein verkleinertes Säckchen übrig, an dem wir einen inneren (Fig. 84 A *iw*) gegen den Dotter gewandten Wandabschnitt von einem äußeren der Haut zugewendeten (*aw*) unterscheiden können, die in einem Winkel ineinander übergehen. Von dieser winkeligen Knickungsstelle werden einzelne Zellen in einen dorsola-

teral entwickelten Blutsinus (Fig. 84 A *bl*) abgegeben, in denen wir die erste Anlage des Herzens erblicken und die wir dementsprechend als Herzbildner oder Cardioblasten (*h*) bezeichnen. Sie formieren bald zwei Rinnen (Fig. 84 B *h*), welche den erwähnten Blutsinus mehr oder weniger umfassen. Wenn diese rinnenförmigen Herzhälften nach der Dorsalseite verlagert, miteinander verwachsen, so kommt das einheitliche Herzrohr zur Ausbildung (Fig. 84 C *h*).

Während sich so das Herz entwickelt, wird der Rest der äußeren oder somatischen Lage des Coelomsäckchens (Fig. 84 A *aw*) zur Bildung des Pericardialseptums (Fig. 84 B und C *ps*) verwendet, indem die Ränder dieser Platte mit der Haut (*ht*) verwachsen, während jene Partien, welche der Umschlagsstelle der lateralen Coelomsackwand entsprechen, in der Medianlinie unter dem Herzen zur Verschmelzung kommen (Fig. 84 C). Dabei ergibt sich, daß die innere oder splanchnische Platte der Coelomsackwand (Fig. 84 A *iw*) dieser Verwachsungsstelle angeheftet bleibt und aus ihr geht das Aufhängeband der Gonade *g* (im weiblichen Geschlechte als Mesovarium oder Endfadenplatte Fig. 84 C *ef* bezeichnet) hervor.

Die Urgenitalzellen der Insekten finden sich in frühen Stadien in einem dem hintersten Keimstreifende angehörigen Grübchen, der sog. Geschlechtsgrube oder Genitalgrube, welche von Heymons für eine Reihe von Formen nachgewiesen wurde. Später ordnen sie sich in der inneren Coelomsackwand (*g* in Fig. 82 E und 84) an und werden daselbst von Zellen der Coelomwand umhüllt zur Genitalanlage. Jenes Aufhängeband, welches aus der splanchnischen Platte der Coelomsäcke (Fig. 84 A *iw*) hervorgeht, erhält sich im Ovarium der Insekten in den sog. Endfäden der Ovarialröhren (*ef* in Fig. 84 C), welche die letzteren an das Pericardialseptum befestigen. Schon Joh. Müller ließ die Ovarialröhren der Insekten durch Vermittlung ihrer Endfäden mit dem Herzen in Verbindung stehen.

Von den übrigen Organanlagen und ihrer Entwicklungsweise im Insektenembryo sei hier nur weniges angedeutet. Die Bauchganglienkette (Fig. 82 D und E *bg*, 84 *bg*) entwickelt sich, wie bei den Anneliden und bei Peripatus (Fig. 80 C *bg*) aus paarigen verdickten Ektodermstreifen, den sog. Primitivwülsten durch einen schon früher für Peripatus angedeuteten Abspaltungs- oder Delaminationsprozeß (vgl. Fig. 40 S. 215). Hierbei war die Rolle einer zwischen den Primitivwülsten befindlichen Ektodermrinne (Fig. 84 A, 40 B und C) lange Zeit rätselhaft, bis Escherich den Nachweis erbrachte, daß aus ihr ein selbständiger Teil des zentralen Nervensystems der Insekten, der mit dem Sympaticus verglichene sog. Leydigsche Mittelstrang hervorgeht. Die Tracheen entwickeln sich aus segmental angeordneten Hauteinstülpungen. Die Extremitätenanlagen wachsen als zapfenförmige Auswüchse der Haut (Fig. 81 B und C, 83) hervor, deren Inneres mit mesodermalem Gewebe erfüllt wird.

VI. MOLLUSCA, WEICHTIERE.

Wenn bei den Arthropoden die ungemeine Plastizität des Chitins als skelettbildender Substanz eine Entwicklung ins Leichte und Zierliche ermöglichte, so tritt uns im Kreise der Mollusken ein „massiger Typus" entgegen. Mit diesem Ausdruck kennzeichnet Karl Ernst v. Baer in glücklicher Weise die Konzentration der Körpermuskulatur in einem einheitlichen ventralen Kriechorgan (dem Fuße), die Zusammenballung innerer Organe in dem Eingeweidesacke, den Mangel metamerer Körpersegmentierung und das Vorherrschen mesenchymatischer Bildungen. Auf äußere Reize nur langsam reagierend, hinsichtlich ihrer Bewegungen auf die Kontraktion glatter Muskulatur angewiesen, erscheinen sie im allgemeinen als Formen von trägeren Lebensgewohnheiten, die sich nur bei den pelagischen Tieren, vor allem bei den hochentwickelten Tintenfischen (Cephalopoden) zu höherer Intensität steigern.

Wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, werden wir bei der Frage nach der ersten Herleitung des Molluskenstammes auf den Trochophoratypus verwiesen. Wir können sonach, von trochophora-ähnlichen Urformen ausgehend, zwei große Reihen wirbelloser Tiere erkennen. Die eine — gegliederte Formen umfassend — führt durch Vermittlung der Anneliden zu den Arthropoden. Die andere würde als Reihe der Mollusken zu bezeichnen sein. Dunkel ist für uns die Frage, von welchem Punkte sich der Stamm der Weichtiere von der Mannigfaltigkeit wurmähnlicher Urformen abzweigt, welche Zwischenformen sich zwischen dem trochophora-ähnlichen Ausgangspunkt und dem hypothetischen Urmollusk, das wir sofort ins Auge fassen wollen, einschieben.

Unendlich ist die Mannigfaltigkeit an Formen im Kreise der Mollusken. Wir rechnen hierher die größeren Stämme der *Schnecken* oder *Gastropoden*, der *Klappmuscheln* oder *Lamellibranchiaten* und der *Tintenfische* oder *Cephalopoden*. Zu diesen drei Klassen, welche die Hauptmasse aller Mollusken in sich begreifen, kommen noch die formenärmeren, aber morphologisch ungemein eigentümlichen Klassen der *Solenoconchen* oder *Röhrenschnecken*, als deren Hauptvertreter die Zahnschnecken oder Dentalien gelten, und die der *Urmollusken* oder *Amphineuren*. In der letzteren Gruppe werden einige merkwürdige Formen vereinigt, welche, nach mancher Richtung durch Anpassung an die Lebensweise modifiziert, sicher in vielen Merkmalen uraltertümliche Züge bewahrt haben. Es sind dies die Chitonen oder Käferschnecken mit flacher, dorsaler, gegliederter Schale, in der Gezeitenzone lebend, und die wurmförmigen, im Schlamm oder Sand des Meeresgrundes wühlenden oder auf Korallen und Hydroiden halbparasitisch lebenden Solenogastren.

Es empfiehlt sich die allgemeine Betrachtung der Mollusken mit der Schilderung eines abstrahierten Schemas einzuleiten, in welchem jene Merkmale vereinigt erscheinen, die wir der hypothetischen Ausgangsform des Weichtierstammes zuschreiben. Dies konstruierte Urmollusk (Fig. 85 und 86) wird wohl auch als Prorhipidoglossum bezeichnet, ein Name, der sich von gewissen ursprünglichen Schneckenformen (Pleurotomaria, Fissurella, Haliotis, Trochus

usw.) herleitet, welche in der Gruppe der Rhipidoglossen oder Fächerzüngler vereinigt werden. Es ist uns wohl bekannt, daß neuerdings von Naef wie schon von Goette gegen dies Schema gewisse bestechend klingende Einwände erhoben worden sind, welche sich auf die Orientierung der Teile zur Hauptachse, auf die ursprüngliche Gestalt des Eingeweidesackes und der Schale beziehen. In letzter Linie handelt es sich um die Frage, ob wir dem Urmollusk eine kriechende Bewegungsweise zuschreiben oder ob wir es als eine nach Art der Cephalopoden pelagisch schwimmende Form erfassen. Wenn wir den Amphineuren die oben gekennzeichnete Stellung im Kreise der Mollusken zuerkennen, so werden wir doch mit einiger Wahrscheinlichkeit auf eine schneckenähnlich kriechende Ausgangsform verwiesen.

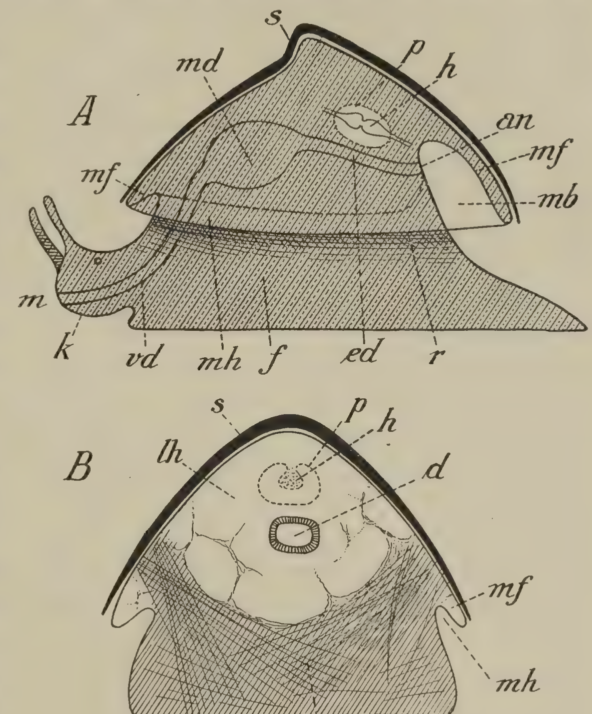


Fig. 85. Urmollusk, Schema. *A* in der Ansicht von der linken Körperseite, *B* im Querschnitt durch die Gegend des Herzens. *an* After, *d* Darm im Querschnitt, *ed* Enddarm, *f* Fuß, *h* Herz, *k* Kopf, *lh* Leibeshöhle (Pseudocoel), *m* Mund, *mb* Mantelbucht, *md* Mitteldarm, *mf* Mantelfalte, *mh* Mantelhöhle, *mu* Muskulatur des Fußes (verdickte Ventralpartie des Hautmuskelschlauches), *p* Pericardialsäckchen (Coelom), *r* Rand der Mantelfalte, *s* Schale, *vd* Vorderdarm.

Bau des Molluskenkörpers.

Vier Teile setzen den Molluskenkörper zusammen: der Kopf (Fig. 85 A *k*), der Fuß (*f*), der Eingeweidesack und der Mantel (*mf*). Der Kopf trägt die Mundöffnung (Fig. 85, 86 *m*) und wichtige Sinnesapparate: die Fühler und die Augen. Er birgt in seinem Inneren das paarige Gehirn- oder Cerebralganglion (Fig. 86 *c*). Nicht immer deutlich vom übrigen Körper abgesetzt verschwindet er in der Gruppe der Lamellibranchiaten fast vollständig. Der Rumpf des Tieres ist durch den Gegensatz einer muskulös-verstärkten Ventralpartie (Fig. 85 A *f* und 85 B *mu*, Fuß) und einer schalentragenden (*s*), bruchsackartig vorgebuchteten Rückenpartie (Eingeweidesack) gekennzeichnet. Der unpaare, muskulöse Fuß, bei den Schnecken mit ventraler Kriechsohle versehen, dient als Bewegungsorgan (Fig. 85 *f*). Er umfaßt die Hauptmasse der in seinem Inneren geborgenen, wenig geordneten und durch den Spindelmuskel an die Schale angeschlossenen Körpermuskulatur (Fig. 85 B *mu*). Die Anhäufung dieser ventralen Muskelmasse bedingt eine dorsale Vorwölbung der Leibeswand, in welcher die Eingeweide aufgenommen erscheinen: der Eingeweidesack. Wenn uns der Fuß als eine verstärkte Ventralpartie des Hautmuskelschlauches entgegentritt, so fällt uns an dem dorsalen Eingeweidesack die zartwandige Be-

schaffenheit der Körperdecke, welche hier die Kalkschale (*s*) absondert, auf. An jener Stelle, an welcher der Eingeweidesack sich halsartig vom übrigen Körper abtrennt, umgibt ihn eine ringförmige Hautduplikatur, welche als Mantelfalte (Fig. 85 *mf*) bezeichnet wird. Als Mantel der Mollusken wird die ganze dünnwandige, den Eingeweidesack bedeckende Rückenpartie der Haut bezeichnet, welche sich durch die Mantelfalte gegen die übrigen Teile der Körperdecken abgrenzt. Der von der Mantelfalte bedeckte Hohlraum, welcher den halsartigen Übergangsteil zwischen Fuß und Eingeweidesack ringförmig umgibt, wird als Mantelhöhle (Fig. 85 B *mh*) bezeichnet. Sie ist nicht allseitig von gleicher Tiefe. In den meisten Teilen des Umkreises nur seicht entwickelt, bildet sie ursprünglich hinten eine tiefere Einsenkung, die Mantelbucht oder Mantelhöhle im engeren Sinne (Fig. 85 A *mb*, Fig. 86, Fig. 89, Fig. 93). Sie birgt die Afteröffnung (Fig. 86, 89 *an*), die Ausmündungspapillen der Nieren (Fig. 86 *n*, Fig. 89 *np*), die als Kiemen (Fig. 86 *ct*, Fig. 89 *kr*, *kl*) entwickelten Atmungsorgane: eine Gruppe von Bildungen, welche man unter dem Namen des pallialen Organkomplexes zusammenfaßt.

Ursprünglich ist der Körper der Mollusken streng bilateral-symmetrisch gebaut (Fig. 85 B, Fig. 87, Fig. 89 A) und diese Anordnungsweise der Organe erhält sich im allgemeinen in den meisten Klassen des Molluskentypus, so bei den Amphineuren, den Solenoconchen, Lamellibranchiaten (Fig. 90) und Cephalopoden. Dagegen entwickelt sich bei den Schnecken (Gastropoden) Hand in Hand mit der spiraligen Einrollung des Eingeweidesackes, mit der Verlagerung der Mantelhöhle nach vorne eine einseitige, asymmetrische Ausbildung wichtiger innerer Organe (Fig. 89 B und C), welche sich darin kundgibt, daß jene Teile des pallialen Organkomplexes, welche nach erfolgter Verlagerung der Mantelhöhle nach vorn an der rechten Körperseite liegen, einer Rückbildung unterworfen werden. Das hindert nicht, daß bei vielen Schnecken, die wir aber als abgeleitete Formen betrachten, eine Tendenz zu sekundärer Symmetrisierung der Körpergestalt wieder in Wirksamkeit tritt.

Die Mollusken zeigen im allgemeinen eine schleimige Beschaffenheit der unbedeckten Teile ihrer Körperoberfläche. Sie verdanken dieselbe dem Vorhandensein zahlreicher, mucinbildender Drüsenzellen in ihrer Haut, in dem zarten, häufig bewimperten ektodermalen Epithel, welches ihre Oberfläche überkleidet.

Schale. Auch die Schale der Mollusken (Fig. 85 *s*) entsteht als eine Abscheidung von seiten dieses Körperepithels nach außen. Sie ist sonach den cuticularen Bildungen zuzurechnen und besteht aus einer chitinartigen organischen Grundsubstanz (Conchin oder Conchiolin), welcher Kalksalze, meist Kalkkarbonat, eingelagert sind. An einem senkrechten Durchschnitt oder Schliff durch eine Muschelschale erkennt man, von außen nach innen folgend, drei Schichten: zuäußerst ein zartes, chitiniges Oberhäutchen (Epidermis oder Periostracum), welches an älteren Schalenteilen häufig abgerieben wird und daher fehlt; dann folgt eine aus senkrecht gestellten Kalkprismen bestehende Schicht: die Porzellanschicht oder Prismenschicht, und zuinnerst die aus horizontal geschich-

teten Lamellen bestehende Perlmutterschicht. Das Wachstum der Schale vollzieht sich in der Weise, daß an ihrem freien Rande neue Schalenteile hinzugebildet werden, also bei den Klappmuscheln am Rande der Schalenklappen, bei den Schnecken an der Mündung. Die Schale wird auf diese Weise immer größer, die Mündung entsprechend weiter. Man kann diese Art des Anwachsens der Schale an dem Vorhandensein von parallelen Zuwachsstreifen erkennen. Das Dickenwachstum der Schale erfolgt durch Auflagerung neuer Schichten an ihrer inneren Fläche.

Die Form der Schale, sowie die Art, wie die Schale zum Schutze des Körpers in Verwendung kommt, ist für die einzelnen Mollusken eine sehr verschiedene. Formen mit flacher napfförmiger Schale (vgl. das Schema Fig. 85), wie die in der Gezeitenzone lebenden Patellen, benützen die Schale hauptsächlich als Rückenschild. Ihre Lebensweise hat Goethe am Lido beobachtet und in seiner italienischen Reise anschaulich geschildert. Der breite Fuß wirkt hier wie ein Saugnapf, mit welchem die Schnecke sich an die Unterlage festheftet, während die Schale durch Kontraktion der Muskulatur an die Unterlage fest angepreßt wird. Die meisten Mollusken können sich in die Schale vollständig zurückziehen. Die Klappenmuscheln schließen in diesem Falle ihre Schalenklappen, während die meisten Schnecken am Rücken des hinteren Fußabschnittes einen kalkigen Deckel (Fig. 94 D *op* S. 287) besitzen, mit welchem die Schalenmündung verschlossen wird, sobald sich die Schnecke in ihr Gehäuse zurückzieht. In den rätselhaften Aptychen, deren Deutung die Paläontologen so vielfach beschäftigte, scheint ein ähnlicher Verschlußapparat des Gehäuses fossiler Cephalopodenformen (der Ammoniten) vorzuliegen.

Der Darmkanal der Mollusken ist meist länger als das Tier und verläuft daher in der Regel schleifenförmig aufgewunden, nur selten gerade gestreckt. Zunächst bedingt ja schon bei jenen Formen, denen ein umfangreicher, vom Körper abgesetzter Eingeweidesack zukommt, die Aufnahme in diesen Sack einen U-förmig gekrümmten Verlauf des Darmkanals (Fig. 94 D S. 287), wozu noch in vielen Fällen sekundäre Schleifenbildungen (Fig. 91 S. 281) kommen. Wir unterscheiden am Darm drei Abschnitte als Vorder-, Mittel- und Enddarm (Fig. 85 A *vd*, *md*, *ed*, Fig. 86), welche aber mit den im Embryo als Stomodaeum, Mesenteron und Proktodaeum unterschiedenen Abschnitten nicht direkt zu vergleichen sind. Jedenfalls wird der Enddarm größtenteils vom Mesenteron, zum kleineren Teile vom Proktodaeum ausgebildet. Wo sich diese beiden Abschnitte gegeneinander absetzen, erscheint vielfach zweifelhaft. Darm.

Die Mundöffnung (Fig. 86 *m*) führt zunächst in einen muskulösen Schlundkopf, welcher in seinem Inneren chitinöse Kiefer und einen zungenähnlichen Wulst birgt, dessen Oberfläche von einer zähnchenbesetzten Reibplatte, der sog. Radula (*r*), bedeckt ist. Hier münden paarige Speicheldrüsen ein. Der folgende Vorderdarmabschnitt stellt die verengte Speiseröhre dar. In den Mitteldarm mündet eine umfangreiche Verdauungsdrüse (Leber) ein, welche, ursprünglich paarig angelegt, bei vielen Mollusken durch asymmetrische Entwicklung oder Verschmelzung unpaar wird.

Leibeshöhle.

Die Leibeshöhle der Mollusken (Fig. 85 B *lh*) präsentiert sich als ein unregelmäßig gestaltetes System von lacunären Bindegewebslücken, welche nicht von Epithel bekleidet erscheinen. Sie ist — ähnlich der Leibeshöhle der Arthropoden — als ein Pseudocoel zu betrachten und läßt sich in letzter Linie auf das Blastocoel (die Furchungshöhle) der Embryonen beziehen. Mit Blut durchströmt tritt sie in Verbindung mit dem hier nur unvollkommen ausgebildeten (nicht geschlossenen) Blutgefäßsystem.

Die sekundäre Leibeshöhle oder das echte Coelom findet sich bei den Mollusken in reduzierter Form als ein verhältnismäßig kleines, ursprünglich hinten dorsalwärts gelegenes Säckchen, welches das Herz in seinem Inneren birgt und dementsprechend als Pericardialsäckchen (Fig. 85, 86 *p*) bezeichnet wird. Wir könnten dies mit eigener Wandung versehene und mit Epithel ausgekleidete Gebilde als einen geschlossenen Hohlraum betrachten, wenn er nicht regelmäßig durch kleine Öffnungen oder durch Kanälchen (Renopericardialgänge) mit den Nieren (Fig. 86 *n*) in Verbindung stünde, und wenn nicht bei gewissen Formen (Solenogastren und Cephalopoden eine ähnliche Verbindung mit den Geschlechtsorganen (Fig. 86 *g*, Fig. 87) zu erkennen wäre. Die Entwicklungsgeschichte läßt erkennen, daß das Pericardialsäckchen (samt dem Herzen), die Anlage der Gonaden und der Nieren aus einer ursprünglich einheitlichen Anlage hervorgehen. Demnach müssen wir die Gonadensäckchen als abgegliederte Teile des Coeloms betrachten. Diesbezüglich finden sich die einfachsten (aber vielleicht nicht ursprünglich einfachen, sondern durch Reduktion der Genitalgänge oder Coelomoducte sekundär vereinfachten) Verhältnisse bei gewissen Amphineuren (den Solenogastren Fig. 87). Hier münden die Geschlechtsorgane in das Pericardialsäckchen. Es gelangen bei diesen Formen die reifen Geschlechtsprodukte in die Herzbeutelhöhle (*p*) und aus dieser durch Vermittlung der Nieren (*n*) und der Mantelhöhle (*mt*) nach außen. Bei den meisten Mollusken emanzipieren sich die Gonaden mehr und mehr von dem Pericardialsäckchen, sei es daß eigene Genitalausführungsgänge (Coelomoducte oder Gonoducte) in Funktion treten, sei es daß die Geschlechtsprodukte unter Ausschluß des Pericardialsäckchens durch die Niere nach außen geleitet werden (Fig. 89 C *g*).

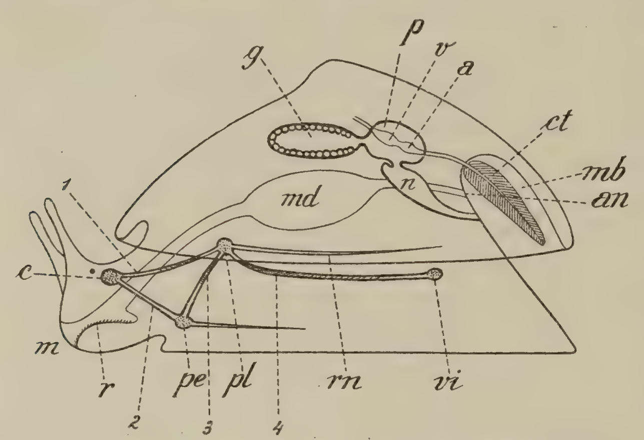


Fig. 86. Urmollusk, Schema, Ansicht von der linken Körperseite (im Anschlusse an Pelseneer). Man vergleiche Fig. 85 *A*. *a* Vorhof des Herzens (Atrium), *an* After, *c* Cerebralganglion (Gehirn), *ct* Kieme (Ctenidium), *g* Gonade (Geschlechtsorgan), *m* Mund, *mb* Mantelbucht, *md* Mitteldarm, *n* Niere, *p* Pericardialsäckchen (Coelom), *pe* Pedalganglion, *pl* Pleuralganglion, *r* Radu a, *rn* Mantelrandnerv, *v* Herzkammer (Ventrikel), *vi* Visceralganglion, *1* Cerebropleuralconnectiv, *2* Cerebropedalconnectiv, *3* Pleuropedalconnectiv, *4* Pleurovisceralconnectiv (Visceralschlinge).

Ursprünglich kommen den Weichtieren paarige, symmetrisch gelagerte Gonaden (Fig. 87 *g*) zu. In vielen Fällen aber wird die Keimdrüse durch Verschmelzung ihrer beiden Hälften (oder vielleicht auch durch Reduktion der einen Hälfte?) zu einem unpaaren Gebilde (Fig. 89 C *g*).

Nieren

Die Nieren der Mollusken (Fig. 86 *n*, 87 *n*) sind als ein Paar von Nephridien zu betrachten und ihrer morphologischen Grundlage nach auf Annelidennephridien zu beziehen. Meist durch Erweiterung sackförmig geworden, stehen sie durch Wimpertrichter (Nierenspritze) oder durch Renopericardialgänge mit dem Pericard in Verbindung. Während sonach diese innere Mündung (Fig. 91 *ni*) eine Kommunikation der Niere mit dem Coelom herstellt, ergießen die Nieren ihr Exkret durch die äußeren (Fig. 91 *no*) häufig auf Papillen erhobenen Mündungen (Fig. 89 *np*) in die Mantelhöhle. Bei den asymmetrischen Formen erhält sich nur eine Niere.

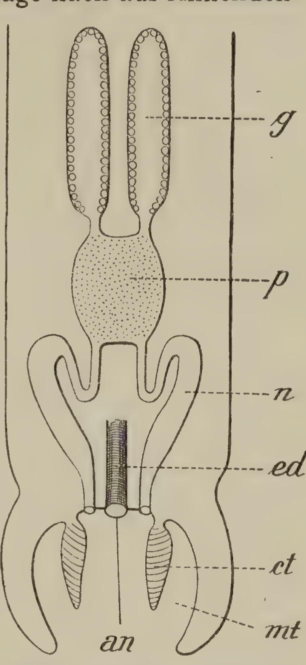


Fig. 87. Schematische Darstellung der Organe im hinteren Körperabschnitt einer Form aus der Gruppe der wurmförmigen Solenogastren (im Anschlusse an H. E. Ziegler). Man vergleiche Fig. 86 und Fig. 89 *A*. *an* After, *ct* Kieme, *ed* Enddarm, *g* Geschlechtsorgan (Gonade), *mt* Mantelbucht, *n* Niere, *p* Pericardialsäckchen.

Das Blutgefäßsystem der Mollusken ist kein geschlossenes. Es kommuniziert mit dem Pseudocoel. Das Herz (Fig. 85 *h*) ist ein dorsales und arterielles und entspricht sonach dem Rückengefäß der Anneliden. In dem Pericardialsack gelegen und seinem Ursprunge nach auf einen im dorsalen Mesenterium entstandenen Hohlraum zurückzubeziehen, geht es nach vorne und hinten röhrenförmig in Arterien über, welche sich nach längerem Verlaufe in die Bindegewebslücken der primären Leibeshöhle ergießen. Von hier gelangt das Blut in die Gefäßräume der Respirationsorgane und von diesen durch seitlich am Herzen angebrachte Vorhöfe in das Herz zurück.

Die ursprünglichen Respirationsorgane der Mollusken sind durch paarige, gefiederte, in der Mantelhöhle gelegene Kiemen (sog. Ctenidien) gegeben, welche jedoch bei vielen Formen durch Reduktion einseitig entwickelt erscheinen oder völlig verloren gehen (Fig. 86 *ct*, Fig. 89 *kl*, *kr*).

Nervensystem.

Das Nervensystem der Mollusken läßt sich auf ein System von Ganglienknötchen zurückführen, welche durch Nervenstränge untereinander in Verbindung stehen und periphere Nerven abgeben. Wir bezeichnen jene Stränge, welche gleichnamige Ganglien in Verbindung setzen, als Kommissuren, während Verbindungen zwischen ungleichnamigen Ganglien als Konnektive benannt werden. Das ursprüngliche Schema des Molluskennervensystems ist bilateral-symmetrisch (Fig. 88 A). Es besteht aus paarigen, im Kopfe über dem Schlund gelegenen Cerebral- oder Gehirnganglien (Fig. 86, 88 *c*), welche durch die Cerebralkommissur (Fig. 88 B *cc*) verbunden sind und die Nerven zu den Sinnesorganen des Kopfes sowie ein System von Schlundnerven mit Buccalganglien

abgeben. Wir finden ferner ein Paar von Ganglien im Fuße: die Pedalganglien (Fig. 86, 88 *pe*), welche, durch die Pedalkommissur (Fig. 88 B *pc*) verbunden, die Muskelmasse des Fußes innervieren. Sie sind an das Gehirn durch Cerebropedalkonnektive (Fig. 86, 88, 2) angeschlossen. Mehr dorsal und seitlich gelagert finden wir ein Paar von Pleuralganglien (Fig. 86, 88 *pl*), welche den Mantelrand innervieren und durch Pleurocerebralkonnektive (1) mit dem Gehirn, durch Pleuropedalkonnektive (3) mit dem Pedalganglion in Verbindung gesetzt sind. Von dem Pleuralganglion geht der Mantelrandnerv (*rn*) und die nach hinten unter den Darm sich ausdehnende Visceralschlinge (4) ab. Sie führt zu einem paarig oder unpaar unter dem Enddarm gelegenen Visceralganglion (*vi*) und kann daher als durch Vereinigung von Pleurovisceralkonnektiven gebildet betrachtet werden. In ihrem Verlaufe finden sich vielfach Parietalganglien (Fig. 88 *pa*) eingelagert, welche die Nerven für die Kiemen und ein an der Basis der Kiemen gelegenes Sinnesorgan (Osphradium) abgeben, ein Sinnesepithelpolster, welches der Perzeption der chemischen Qualität des Atemwassers zu dienen scheint.

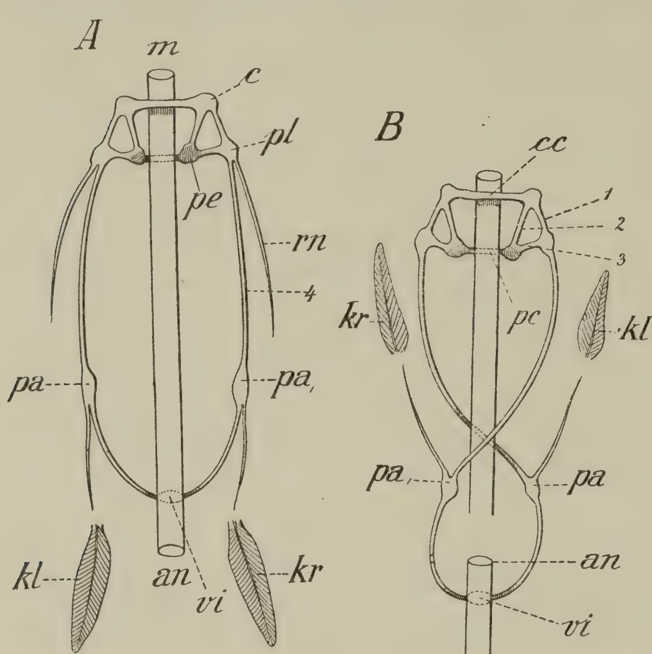


Fig. 88. Nervensystem der Mollusken. Schema. *A* von einer ursprünglicheren Form mit ungekreuzter Pleurovisceralschlinge. Man vergleiche hierzu die Fig. 86 und Fig. 89 *A*. *B* von einer Form mit gekreuzter Pleurovisceralschlinge. Vgl. Fig. 89 *B*. *an* After, *c* Cerebralganglion, *cc* Cerebralcommissur, *kl* ursprünglich linke, nach der Drehung rechts gelagerte Kieme, *kr* ursprünglich rechte, nach der Drehung links gelagerte Kieme, *m* Mund, *pa* ursprünglich linkes Parietalganglion (in *B* Subintestinalganglion), pa_1 ursprünglich rechtes Parietalganglion (in *B* Supraintestinalganglion), *pc* Pedalcommissur, *pe* Pedalganglion, *pl* Pleuralganglion, *rn* Mantelrandnerv, *vi* Visceralganglion, *1* Cerebropleuralconnectiv, *2* Cerebropedalconnectiv, 3 Pleuropedalconnectiv, *4* Pleurovisceralschlinge.

Überhaupt sind die Mollusken reich an Sinnesapparaten. Wir finden Augen nicht bloß am Kopfe, sondern auch, so besonders bei den kopflosen Lamellibranchiern, am Mantelrande. Lippenbildungen des Mundes dienen dem Tast- und Geschmackssinne, tentakelartige Anhänge des Kopfes und am Fuße oder Mantel der Tastfunktion. An den Pedalganglien angelagert, aber vom Cerebralganglion innerviert finden sich sog. Gehörbläschen, die man als Organe des Gleichgewichtssinnes, als statische Organe, deutet.

A. Gastropoda, Schnecken.

Wir geben im folgenden einen kurzen Überblick über die Grundzüge des morphologischen Aufbaues in den formenreicheren Gruppen der Mollusken und

beginnen mit den Gastropoden, die sich ihrer Organisation nach am nächsten an die Urmollusken anschließen. Die meisten Schnecken besitzen eine spiralig eingerollte Schale und einen dementsprechend gewundenen Eingeweidesack. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle handelt es sich um eine Aufwindung im Sinne einer rechtsläufigen Spirale (Fig. 89 B und C); nur selten kommen linksgewundene Gehäuse zur Beobachtung.

Hand in Hand mit dieser spiraligen Einrollung des Gehäuses erfolgt eine Verlagerung der Mantelbucht und eine asymmetrische Ausbildung des in ihr

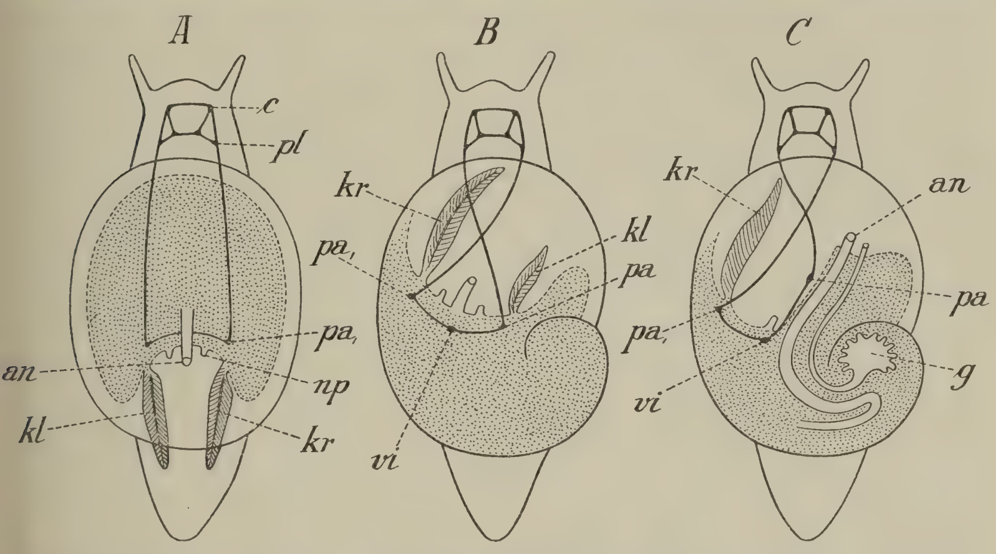


Fig. 89. Schematische Darstellung der Drehung des Eingeweidesackes bei den Schnecken. Nach GROBBEN. *A* hypothetisches Urmollusk vgl. Fig. 85 und Fig. 86, *B* rhipidoglosse Zwischenform (etwa Haliotis), *C* Verhältnisse der meisten Meeresschnecken (Ctenobranchier). *an* After; *c* Cerebralganglion; *g* Gonade; *kl* ursprünglich linke, nach der Drehung rechts gelagerte Kieme; *kr* ursprünglich rechte, nach der Drehung links gelagerte Kieme; *np* Nierenpapille; *pa* ursprünglich linkes Parietalganglion (Subintestinalganglion); pa_1 ursprünglich rechtes Parietalganglion (Supraintestinalganglion); *pl* Pleuralganglion; *vi* Visceralganglion. Hinsichtlich der Verlagerung der Mantelbucht vergleiche man auch die Fig. 94 *B—D*.

befindlichen pallialen Organkomplexes. Während wir bei unserem Urmollusk, wie auch bei den Amphineuren die Mantelbucht, d. h. den am tiefsten eingebuchteten Teil der Mantelhöhle dem hinteren Körperende genähert fanden (Fig. 89 A), zeigen die Schnecken eine dorsalwärts nach vorne gerichtete Mantelbucht (Fig. 89 B und C). Man muß sich diese Verlagerung der Mantelhöhle in der Weise zustande gekommen denken, daß man annimmt, daß die Mantelbucht in einer horizontalen, der Kriechsohle des Fußes parallelen Ebene wandernd zunächst auf die rechte Körperseite und dann allmählich nach vorne gedreht wurde. Damit rückt aber zunächst auch der After (*an*) nach vorne und findet sich bei den Schnecken vorne in der Mantelhöhle rechts ausmündend. Der Darmkanal muß nun eine U-förmige Krümmung erfahren (Fig. 94 D). Er steigt zunächst im Eingeweidesack nach aufwärts und wendet sich dann nach rechts und vorne, um den After zu erreichen. Mit dem After wurden auch die ihn begleitenden Organe des pallialen Komplexes nach vorne verlagert. Wir betrachten zunächst die beiden Ctenidien oder die paarigen, federförmigen Kiemen

(Fig. 89 *kl*, *kr*). Während sie ursprünglich ihre freie Spitze nach hinten gerichtet hatten, wendet sich dieselbe jetzt nach erfolgter Verlagerung der Mantelbucht nach vorne. Da das Herz bei dieser Drehung ziemlich an der gleichen Stelle verbleibt, so ist nun das relative Lageverhältnis der Kiemen zum Herzen ein geändertes. Ursprünglich hinter dem Herzen gelegen finden sich die Kiemen und mit ihnen die von den Kiemen zum Herzen ziehenden Vorhöfe nun vor dem Herzen, daher man diese Formen als Vorderkiemer oder Prosobranchiaten bezeichnet hat. Gleichzeitig zeigt sich eine zunehmende Tendenz zu asymmetrischer Entwicklung der Kiemen. Nach erfolgter Verlagerung der Mantelbucht wird die rechte Kieme (Fig. 89 B *kl*) immer kleiner, bis sie schließlich vollständig verschwindet (Fig. 89 C), was auch den Verlust des rechten Vorhofes zur Folge hat.

Ebenso werden die Nieren (vgl. Fig. 89 A *np*) von der asymmetrischen Entwicklung des pallialen Organkomplexes betroffen. Es erhält sich nur die Niere der linken Seite (Fig. 89 C), während die rechte Niere rückgebildet zum Geschlechtsausführungsgang (Ausführungsgang von *g* in Fig. 89 C) wird.

Von der Verlagerung des pallialen Organkomplexes wird das Nervensystem derart beeinflußt, daß nun die beiden Pleurovisceralkonnektive (Fig. 89 B und C, Fig. 88 B) einen eigentümlich gekreuzten Verlauf nehmen. Infolge dieser Kreuzung gelangt das in den Verlauf des rechten Konnektivs eingeschaltete Parietalganglion über den Darm und wird zum Supraintestinalganglion (*pa*), während das Parietalganglion der linken Seite, unter den Darm verlagert, nun als Infraintestinalganglion (*pa*) bezeichnet wird. Wir benennen alle Schnecken, welche die erwähnte Kreuzung der Visceralschlinge erkennen lassen, als chiastoneure oder streptoneure Formen. Viele Schnecken weisen allerdings das entgegengesetzte Verhalten auf. Es zeigt sich im Kreise der Lungenschnecken oder Pulmonaten und der Hinterkiemer oder Opisthobranchiaten eine gewisse Tendenz, die Kreuzung der Pleurovisceralkonnektive sekundär wieder rückgängig zu machen. Sie werden auf diese Weise zu euthyneuren Formen.

Man hat verschiedene Versuche gemacht, die Ursachen zu ergründen, welche dieser spiraligen Einrollung des Eingeweidesackes, dieser Verlagerung der Mantelhöhle unter gleichzeitiger Asymmetrisierung der Organe, die dem ganzen Körperbau der Schnecken sein eigentümliches Gepräge verleiht, zugrunde liegen. Ohne auf diese Erklärungsversuche näher einzugehen, sei hier nur angedeutet, daß es sich in letzter Linie wohl um eine günstigere Form der Raumausnützung, um eine möglichst kompendiöse Art der Verpackung der Organe im Eingeweidesack handelt. Vielleicht kommt auch noch ein weiteres Moment für die Verlagerung des pallialen Organkomplexes mit in Frage: die Verminderung des auf diesen lebenswichtigen Organen lastenden Druckes im Moment der Zurückziehung des Kopfes und Fußes in die Schale. Wir dürfen nicht vergessen, daß die Schnecken, um sich vor Angriffen zu schützen, ihren Körper vollkommen in die Schale zurückziehen, wobei die inneren Organe einem erheblichen Druck ausgesetzt sein müssen. Möglicherweise hat die Verlagerung der Mantelbucht den Zweck, jene Stelle zu gewinnen, an welcher die Kiemen und das Herz diesem Innendruck am wenigsten unterworfen sind.

B. Lamellibranchiata, Klappmuscheln.

Der Körper der Lamellibranchiaten ist meist durchaus bilateral-symmetrisch gebaut. Das zeigt schon die Beschaffenheit ihrer Schale (Fig. 90 *s*), welche aus zwei seitlich angebrachten gleich großen Klappen besteht, die am Rücken des Tieres durch ein elastisches Ligament (Schloßband *l*) und durch ein aus verschieden gestellten und gestalteten Zähnen bestehendes Schloß zusammengehalten werden. Die Wirkung des elastischen Schloßbandes bedingt das Öffnen der Schale, während das Schließen der Schalenklappen durch die Tätig-

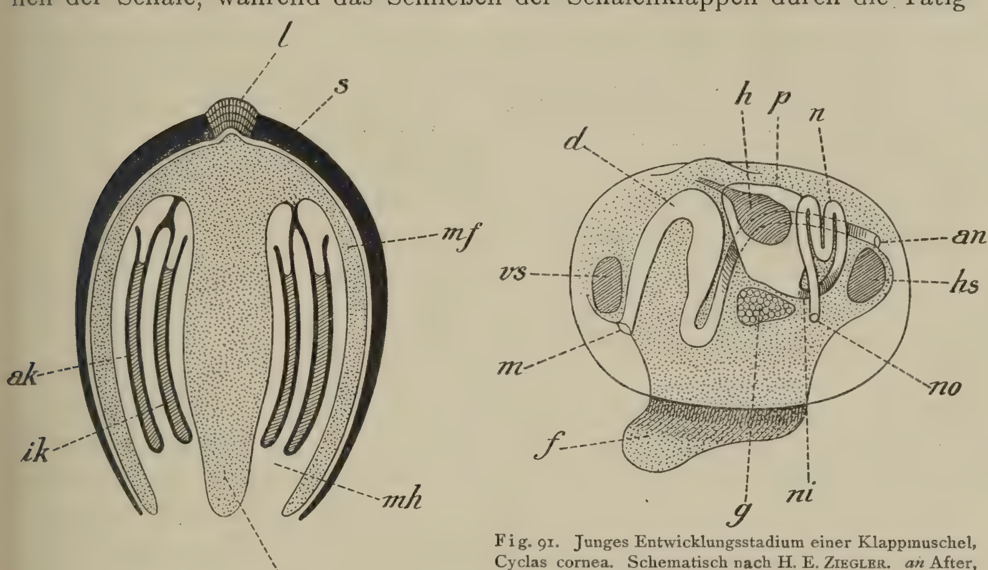


Fig. 90. Querschnitt durch eine Klappmuschel (Schema im Anschlusse an Zeichnungen von BOAS und PFURTSCHELLER). *ak* äußere Kiemenlamelle, *f* Fuß, *ik* innere Kiemenlamelle, *l* Schloßligament, *mf* Mantelfalte, *mh* Mantelhöhle, *s* Schale. Man vergleiche Fig. 85 *B*.

Fig. 91. Junges Entwicklungsstadium einer Klappmuschel, Cyclas cornea. Schematisch nach H. E. ZIEGLER. *an* After, *d* Darm, *f* Fuß, *g* Geschlechtsorgan (Gonade), *h* Herz, *hs* hinterer Schalenschließmuskel im Querschnitt, *m* Mund, *n* Niere (Bojanussches Organ), *ni* innere Nierenöffnung (Verbindung zwischen Niere und Pericardialsäckchen), *no* äußere Nierenöffnung (Mündung der Niere in die Mantelhöhle, *p* Pericardialsack, *vs* vorderer Schalenschließmuskel im Querschnitt. Man vergleiche Fig. 86.

keit besonderer Schalenschließmuskeln (Fig. 91 *vs*, *hs*) besorgt wird. Aus den geöffneten Schalenklappen kann das Tier nur den Fuß (Fig. 90, 91 *f*) und eventuell noch gewisse Mantelanhänge, wie z. B. die röhrenförmigen Siphonen, hervorstrecken. Im allgemeinen ist der ganze Muschelkörper in der Schale geborgen. Da die beiden Schalenklappen von der äußeren Oberfläche der Mantelfalte abgeschieden werden, so ergibt sich hieraus, daß der Mantel bei diesen Tieren die Gestalt zweier seitlicher, den Körper völlig umhüllender Hautfalten oder Mantelklappen (Fig. 90 *mf*) besitzt.

Wenn wir es versuchen, den Bau der Muscheln von der schneckenähnlichen Urform mit flacher, napfförmiger Schale abzuleiten (Fig. 85 B), so werden wir annehmen müssen, daß der Mantel in zwei seitliche, klappenförmig den Körper umhüllende Lappen ausgewachsen ist, welche die beiden verkalkten Schalenklappen produzieren (Fig. 90). Diese zweiklappige Schale ist in der Weise von der einfachen napfförmigen Schale abzuleiten, daß wir das elastische Schloßband, welches am Rücken die beiden Schalenhälften verbindet, mit zur

Schale hinzurechnen oder als einen dorsomedian gelegenen, unverkalkten Teil der Schale betrachten. Wir werden auf diese Weise dazu geführt, auch den Klappmuscheln ein einheitliches Schalengebilde zuzuschreiben, welches, dem Körper sattelförmig aufsitzend, nur in seinen seitlichen Partien verkalkt, in der dorsalen Mittelpartie (Schloßband) unverkalkt geblieben ist.

Die körperliche Ausgestaltung der Muscheln steht in inniger Beziehung zu ihrer Lebensweise. Träge, von feinstem, durch Wimperbewegung herbeigeströmtem organischen Detritus sich ernährend, zeigen sie nur ein geringes Maß von Ortsveränderung. Viele schieben sich durch Vorstrecken des Fußes, durch Öffnen und Schließen der Schale am Grunde der Gewässer fort, wobei manche sich vorübergehend mit einem erhärtenden, von Fußdrüsen produzierten Fadensekrete (Byssus) festheften, wie die Steckmuscheln (Pinna) und die Miesmuscheln (Mytilus), während andere mit dem fingerförmig eingekrümmten Fuß sich springend abschnellen oder durch Klappbewegungen der Schale umherschwimmend zu intensiverer Lokomotion befähigt erscheinen.

Durch die Aufnahme des Körpers in eine schützende zweiklappige Schale wird die Regionenbildung der Muscheln beeinflußt. Ähnlich, wie dies auch bei schalentragenden Krebsen zu beobachten ist, erfährt die Kopfregion eine Rückbildung (Fig. 91 bei *m*), die so weit geht, daß man kaum mehr von einem Kopf bei diesen Tieren sprechen kann; daher man auch die Muscheln als Acephala oder Kopflose bezeichnet hat. Die Sinnesorgane des Kopfes werden rückgebildet, während der Mantelrand hier die bevorzugte Stelle für Ausbildung verschiedenartiger Sinnesorgane wird. Als umfangreichster Körperabschnitt tritt uns der Fuß (*f*) entgegen, der in seinem Inneren verschiedene Eingeweide, Darmschlingen, Teile der Leber und der Gonaden birgt, während ein eigentlicher Eingeweidesack hier nicht zur Ausbildung kommt. Der Körper der Muscheln besteht fast ausschließlich aus Fuß und Mantel. Eine eigentliche Kriechsohle des Fußes findet sich nur bei wenigen ursprünglichen Lamellibranchiaten (Nucula, Leda, Pectunculus); bei den meisten Muscheln hat der Fuß eine beilförmige Gestalt mit ventraler zugeschärfter Kante. Zu den Seiten des Fußes (*f*) finden sich in der Mantelhöhle die umfangreichen Kiemenlamellen (Fig. 90 *ak*, *ik*), der Länge nach dem Körper angewachsen. Es kann hier nicht näher ausgeführt, sondern nur angedeutet werden, daß sich diese Kiemenbildungen auf die doppelt gefiederte Form des Ctenidiums ursprünglicherer Molluskentypen zurückführen lassen.

Von der inneren Organisation der Muscheln hier nur Weniges, Typisches. Die Nahrung wird durch eigentümliche Mundlappen, gewissermaßen auf lappenförmig ausgezogene Mundwinkel mit Wimperfurche zurückführbar, dem Munde zugeführt. Kieferbildungen und die für die Mollusken sonst so typische Radula fehlen hier. Der Magen trägt in einem besonderen Anhang den merkwürdigen Krystallstiel, ein gallertiges, der Verdauung durch amylolytische Fermente dienendes Produkt. Der in mehrfache Schlingen gelegte Darm endigt mit einer über dem hinteren Schließmuskel gelegenen, in die Mantelhöhle sich öffnenden Afterpapille (Fig. 91 *an*). Er zeigt ein eigentümliches, auch bei vielen

Schnecken aus der Gruppe der Rhipidoglossen zu beobachtendes Verhalten, indem er vor seiner Ausmündung in den Pericardialsack eintritt und das Herz (Fig. 91 *h*) durchbohrt. Wir können uns diese Merkwürdigkeit vielleicht am besten in der Weise verständlich machen, daß wir die Verhältnisse des Blutgefäßsystems der Anneliden zum Vergleiche heranziehen (Fig. 92). Die Ringelwürmer besitzen ein über dem Darmrohr hinziehendes Dorsalgefäß (*do*) und ein unter dem Darm gelegenes Ventralgefäß (*vg*). Beide sind durch segmental angeordnete Queranastomosen (*a*) miteinander verbunden, von denen einzelne, erweitert und kontraktil als Herzen (a_1) funktionieren. Wir können nun das Herz der Muscheln (Fig. 92 B) auf eine derartige Queranastomose zurückführen, wobei wir noch hinzuzufügen haben, daß sich bei ihnen vom Rückengefäß nur der nach vorne ziehende Abschnitt, vom Bauchgefäß der hintere Abschnitt erhalten hat. Wir würden das Verhältnis richtiger darstellen, wenn wir die gewöhnliche Ausdrucksweise, daß bei den Muscheln der Enddarm das Herz durchbohrt, vermeidend sagen würden: bei den Lamellibranchiern hat sich das Herz, wie auch die Coelom- oder Pericardialblase im Umkreise des Darmes entwickelt, was ja bei den meisten Coelomtieren für das Coelom das normale Verhalten ist. Es zeigt sich auch in diesem Falle die innige genetische Beziehung, in welcher bei allen Tieren das Blutgefäßsystem zur Darmwand steht, eine Beziehung, auf welche vor allem Lang in seiner bedeutungsvollen Haemocoeltheorie die Aufmerksamkeit der Forscher gelenkt hat.

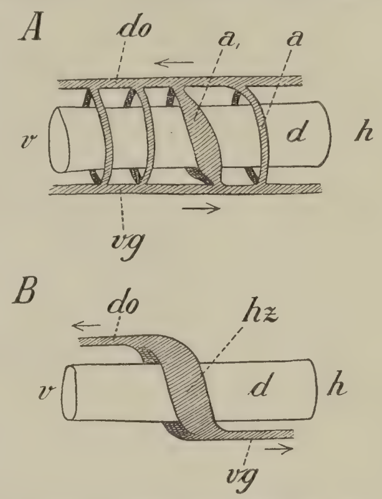


Fig. 92. Schematische Darstellung der Beziehungen des Blutgefäßsystems zum Darmkanal, *A* bei Anneliden (vgl. auch Fig. 57 S. 236), *B* bei einer Muschel. *a* Queranastomose, a_1 verbreiterte kontraktile Queranastomose, als Herz fungierend, *d* Darm, *do* Rückengefäß, *h* hinten. *hz* Herz, *v* vorn, *vg* Bauchgefäß.

C. Cephalopoda, Kopffüßler oder Tintenfische.

In der Gruppe der pelagischen Cephalopoden erreicht der Stamm der Mollusken seine höchste Organisationsstufe, wie denn auch in dieser Gruppe, einem allgemeinen Gesetze folgend, wonach die Körpergröße mit steigender Organisationshöhe zunimmt, die größten Formen unter den Mollusken gefunden werden. Freischwimmende Meeresbewohner von räuberischer Lebensweise erscheinen sie mit Sinnesorganen vorzüglich ausgerüstet; zu energischen Muskelkontraktionen befähigt, eignen sie sich zu intensivster Lebensbetätigung. Die hohe Komplikation ihres Körperbaues hindert nicht, daß sie in vieler Hinsicht uraltertümliche Züge bewahrt haben. Hierher ist es zu rechnen, daß die ursprüngliche bilaterale Symmetrie des Körpers bei ihnen im allgemeinen vollständig gewahrt ist, daß sie eine nach hinten verlagerte Mantelhöhle (Fig. 93 *mb*) besitzen, daß der palliale Organkomplex jene Zusammensetzung aufweist, die wir unserem Urmollusk zuerkannt haben, und daß bei ihnen der Zusammenhang zwischen Gonadenhöhle und Pericardialhöhle gewahrt bleibt.

Die Cephalopoden der Gegenwart sind die Überreste einer Gruppe, welche in der Vorwelt eine viel größere Mannigfaltigkeit entwickelte. Die eigenartige Gattung Nautilus der indischen Meere, mit gekammerter, lufterfüllter, exogastrisch eingerollter Schale schwimmend, fällt durch den Besitz von 2 Kiemenpaaren und dementsprechend von vier Vorhöfen des Herzens (wie auch von vier Nierensäcken) auf. In ihr hat sich der einzige Repräsentant jener umfangreichen Gruppe erhalten, welcher die zahlreichen Nautiloidea der Vorwelt, zu denen wir auch die Orthoceratiten mit linearer Anordnung der Schalenkammern rechnen, zugehören. Ihnen stehen auch die Ammoniten nahe, deren Kammerscheidewände sich in zierlicher ornamentaler Lobenzeichnung an die Schale ansetzen. Dagegen werden die Belemniten, deren Schalenrostren als Donnerkeile die mesozoischen Schichten (Jura und Kreide) erfüllen, den dibranchiaten Cephalopoden mit bloß einem Ctenidienpaare zugerechnet. Wenn wir von Nautilus absehen und von Argonauta, dessen Weibchen sich durch Absonderung der lappigen Rückenarme ein sekundäres Gehäuse erbaut, haben die übrigen Formen rezenter Cephalopoden keine äußere den Körper bedeckende Schale. Schon bei Spirula vom Mantel teilweise bedeckt, rückt das Schalenrudiment bei den Sepien und Verwandten in tiefere Körperschichten, wo es als sog. Schulp (os sepiae Fig. 93 *sp*) vorgefunden wird, um schließlich in der Gruppe der achtarmigen Polypen vollständig zu verschwinden.

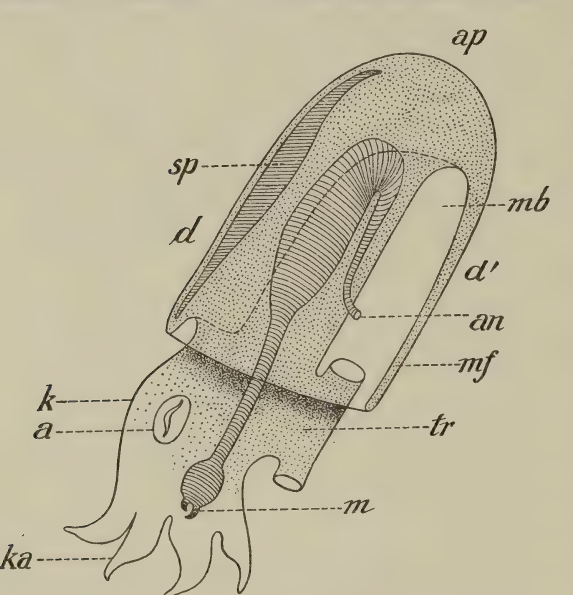


Fig. 93. Schematische Darstellung eines Cephalopoden in der Ansicht von der linken Seite. Nach Pfurtscheller. *a* Auge, *an* After, *ap* Scheitelpunkt der Rückenfläche, *d* vordere, *d'* hintere Fläche des Rückens, *k* Kopf, *ka* Kopfarme, *m* Mund, *mb* Mantelbucht, *mf* Mantelfalte, *sp* Schulp, *tr* Trichter.

Der Körper der Sepien, an die wir uns hier halten wollen, sondert sich in einen großen mit mächtigen Augen (*a*) versehenen Kopfabschnitt (Fig. 93 *k*), welcher halsartig verschmälert in den hinteren Rumpfabschnitt übergeht, der dorsalwärts den Schulp (*sp*) birgt. Ein freier Hautsaum, hinter welchem der Hals des Tieres verschwindet, läßt erkennen, daß wir in dem als Rumpf bezeichneten Abschnitte den mantelbedeckten Eingeweidesack zu erblicken haben, welcher in der nach hinten gelagerten umfangreichen Mantelhöhle (*mb*) die Afterpapille (*an*), die paarigen Nierenpapillen, die Genitalöffnung und die Kiemen — mit einem Worte den pallialen Organkomplex enthält. Nachdem wir so an dem Körper der Tintenfische von den typischen Bestandteilen der Mollusken drei, nämlich: Kopf, Eingeweidesack und Mantel nachgewiesen haben, hätten wir noch nach dem Fuße zu suchen. Einen Teil des Fußes haben wir

jedenfalls in dem sog. Trichter der Kopffüßler (*tr*) vor uns, einem röhrenförmigen Gebilde, durch welches das in der Mantelhöhle enthaltene Wasser bei Kontraktionen der muskulösen Mantelfalte nach außen geleitet wird. Die Cephalopoden schwimmen, indem sie ihre Mantelhöhle mit Wasser erfüllen, worauf sie es, den Mantelrand an Hals und Trichter fest anpressend, durch die Trichterröhre schnell nach außen stoßen. Der Gegenstoß des Wassers verursacht sodann eine rasche Vorwärtsbewegung, durch welche das Tier mit dem spitzen Körperende (*ap*) voran, die Kopfarme hinten nachziehend fortbewegt wird. Der Name Kopffüßler, den wir diesen Formen zuerteilen, erinnert uns daran, daß die erwähnten Kopfarme (*ka*) auch als ein zum Kopf hinzugezogener Teil des Fußes betrachtet werden. Man pflegt das Verhältnis gewöhnlich so zu kennzeichnen, daß man angibt: es sei ein in saugnapfbewehrte, armartige Fortsätze aufgelöster Teil des Fußes durch seitliche Überwachsung in die Gegend des Mundes gerückt. Hier birgt sich im Inneren die muskulöse Schlund- und Buccalmasse, mit papageienschnabelähnlichen Kiefern (*m*) und der bezahnten Radula bewehrt.

Noch ein Wort über die Orientierung des Cephalopodenkörpers, welche wir unserer schematischen Abbildung zugrunde gelegt haben. Wenn wir in den Kopfarmen und dem Trichter Teile des Fußes erkennen, so werden wir nur die kurze zwischen Mund und innerer Trichteröffnung sich ausdehnende Strecke als Ventralseite, der Kriechsohle der Schnecken vergleichbar, in Anspruch nehmen können. Dann erscheint uns der Cephalopodenkörper als ein ungemein hochrückiges Gebilde und wir werden in der spitz auslaufenden oberen Endigung des Eingeweidesackes (*ap*) den mittleren Teil der Rückenfläche zu sehen haben. Die vom Kopf zum Apex oder Scheitel des Eingeweidesackes verlaufende Strecke (*d*), unter welcher sich der Schulp befindet, ist als vordere Hälfte der Rückenfläche, die vom Apex zum Trichter herablaufende Zone (*d'*), unter welcher die Mantelhöhle verborgen ist, als hintere Hälfte des Rückens zu betrachten.

Wir übergehen viele Merkwürdigkeiten dieser Formen: so den Besitz eines Tintenbeutels, einer Afterdrüse, deren Sekret als Sepiabraun von den Malern verwendet wird, das auffallende Phänomen des Farbenwechsels, auf rhythmischer Erweiterung und Verengerung von farbstofferfüllten Zellen der Haut (Chromatophoren) beruhend, die wundervolle, an bestimmte Organe geknüpfte Fähigkeit des Leuchtens, die besonders den Tiefseebewohnern unter den Kopffüßlern eignet und die den gelehrten Erforscher der Tiefsee, Prof. Chun, anläßlich seiner Valdiviafahrt zu bedeutungsvollen Studien veranlaßt hat, und anderes.

D. Zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken.

Wenn wir von den Kopffüßlern absehen, die mit dotterreichen Eiern keimscheibenbildend einen eigenartigen Typus individueller Entwicklung verfolgen, so schließt sich die Molluskenentwicklung auf das innigste der Keimesbildung der Anneliden an. In ihrer Furchungsweise verfolgen sie ganz den gleichen, durch das Auftreten bestimmter Zellquartette gekennzeichneten Spiraltypus. Das Gastrulastadium wird durch Einstülpung oder durch Umwachsung (Epibolie) erreicht und es erfolgen sodann jene oben (S. 225) gekennzeichneten

Umbildungen, durch welche dies Stadium allmählich in ein freischwimmendes oder in Eihüllen geborgenes Trochophorastadium (Fig. 94 A) übergeführt wird. Die Tatsache, daß den Mollusken fast durchwegs ein wohlcharakterisiertes Trochophorastadium zukommt, muß als Hauptkennzeichen der Molluskenentwicklung festgehalten werden.

Trochophora der Mollusken.

Wir geben in Fig. 94 A—D ein konstruiertes Schema der Schneckenentwicklung. Der Leser wird keiner Schwierigkeit in dem Versuche begegnen, unsere Fig. 94 A auf den allgemeinen Trochophoratypus zurückzuführen. Wie bei der echten Trochophora erscheint auch hier der Körper durch einen mächtigen äquatorialen Wimperapparat (Prototroch hier meist als Velum *v* bezeichnet) in ein Scheitelfeld (Episphaere) und ein Gegenfeld (Hyposphaere) geteilt. Den vorderen Pol der Hauptachse nimmt eine mit Wimperschopf versehene Ektodermverdickung, die Scheitelplatte (*sp*) als Anlage des Gehirnganglions ein. Frühzeitig gewinnen die Molluskenlarven das für die Trochophora typische larvale Exkretionsorgan vom Typus der Protonephridien: die Urniere (*un*). Wir verweisen ferner auf den Bau des ventralwärts eingekrümmten Darmkanals, der, aus Stomodaeum (Speiseröhre), Magen und Dünndarm bestehend, in diesem Stadium noch keine Afteröffnung zur Ausbildung gebracht hat. In unserer Zeichnung sind die Teile des mittleren Keimblattes nicht zur Darstellung gebracht. Doch mag erwähnt werden, daß auch sie die für die Trochophora typische Anordnung erkennen lassen. Neben einem larvalen Mesenchym ektodermalen Ursprungs besitzt die Molluskentrochophora paarige von Urmesodermzellen entwickelte Mesodermstreifen, welche die Muskulatur des Hautmuskelschlauches und vielleicht auch, wie bei den Anneliden, die Coelomanlage, (hier die gemeinsame Anlage von Herz, Pericard, definitiver Niere und Gonade) liefern.

Wir dürfen nicht verabsäumen, den Leser auf einige Merkmale hinzuweisen, welche — als typische Molluskencharaktere — unsere Trochophora von der Annelidenlarve trennen. Der Rücken ist hier von einer flachen, napfähnlichen Schalenanlage (*s*) bedeckt, welche cuticular von einer darunter liegenden Ektodermverdickung, der sog. Schalendrüse (*sd*), abgeschieden wird. Vielfach erscheint die erste Anlage der Schalendrüse unter dem Bilde einer mächtigen Einstülpung, was den ersten Untersuchern der Mollusken-Blastogenese zu gewissen Irrtümern in der Auffassung dieser Stadien Veranlassung geboten hat. In einer hinter dem Munde bemerkbaren, leicht angedeuteten Vorwölbung der Bauchseite (*f*) erkennen wir die Anlage des Molluskenfußes, während hinter derselben eine leichte Einziehung der Körperoberfläche als Andeutung der Mantelbucht (*mb*) erscheint.

Schon im nächsten Entwicklungsstadium (Fig. 94 B) treten an unserer Larve die Molluskenmerkmale deutlicher hervor. Die Schale ist tiefer, mehr glockenförmig geworden und birgt den Eingeweidesack, welcher einen großen Teil des nun schon stärker ventralwärts eingekrümmten Darmkanals in sich aufnimmt. Unter dem Rand der Schale ist die ringförmige Mantelhöhle (*mh*) und die hinten ventralwärts gelagerte Mantelbucht (*mb*) zu erkennen. Der Fuß (*f*) ist deutlicher vom Körper abgesetzt. Noch trägt der Kopf den Wimper-

kranz (Velum), aber er hat den apikalen Wimperschopf verloren, während die ersten Andeutungen der Kopftentakel (*t*) der jungen Schnecke und die Augenanlagen (*a*) zu bemerken sind.

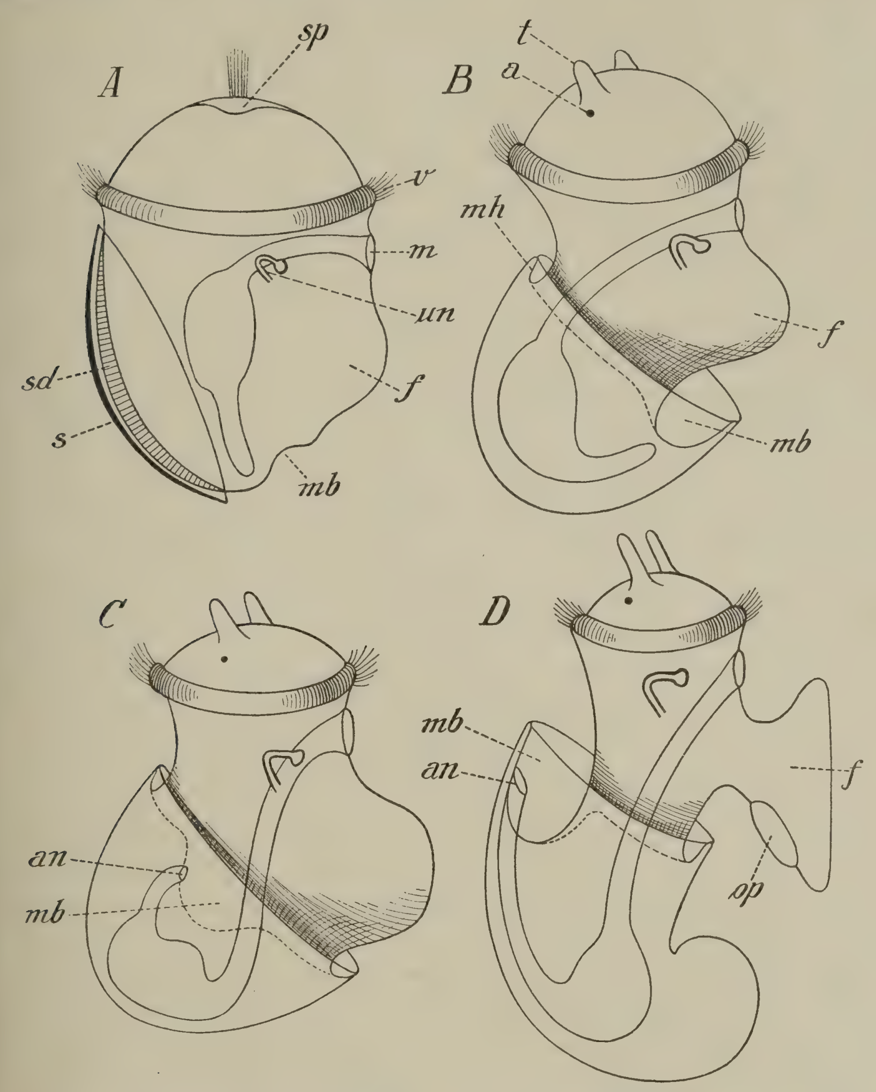


Fig. 94. Vier Entwicklungsstadien einer Schnecke. Schema in der Ansicht von der rechten Körperseite. *A* Trochophora, *B* und *C* Übergangsstadien, *D* sog. Veligerstadium. *a* Auge, *an* After, *f* Fuß, *m* Mund, *mb* Mantelbucht, *mh* Mantelhöhle, *op* Deckel (Operculum), *s* Schale, *sd* Schalendrüse, *sp* Scheitelplatte, *t* Kopffühler, *un* Urniere, *v* praeoraler Wimperkranz (Prototroch oder Velum).

Das nächste Stadium (Fig. 94 C) zeigt im wesentlichen die gleiche Ausbildungsstufe der Organe, doch hat eine Drehung des Eingeweidesackes stattgefunden, durch welche die Mantelbucht (*mb*), in die nun schon der Enddarm mit der Afteröffnung (*an*) einmündet, auf die rechte Körperseite verlagert wurde.

Diese Drehung des Eingeweidesackes ist im nächsten Stadium (Fig. 94 D) der von uns dargestellten Entwicklungsreihe schon so weit gediehen, daß die

Mantelbucht (*mb*) ganz an die Dorsalseite verlagert erscheint. Während also die erste Anlage der Mantelbucht ventralwärts hinten (Fig. 94 A *mb*) zu erkennen war, liegt sie nun ziemlich weit vorne an der Rückenseite (Fig. 94 D). Im übrigen zeigt unser Stadium schon ziemlich alle Merkmale einer jungen Schnecke. Die Scheidung des Körpers in Kopf, Fuß und Eingeweidesack ist deutlicher ausgeprägt. Der Fuß (*f*) hat eine Kriechsohle entwickelt und trägt hinten an seiner Rückenfläche die Anlage des Deckels (*op*). Die Drehung des Eingeweidesackes hat zu einer Verlagerung der Darmschleife geführt. Während sie in den jüngeren Stadien (Fig. 94 B) ventralwärts eingekrümmt war, erscheint sie nun nach der Dorsalseite gekrümmt; der After (*an*) mündet rechts am Rücken in die Mantelbucht (vgl. auch Fig. 89 C). Die Schale zeigt die ersten Spuren spiraliger Einrollung.

Veligerstadium. Dies Stadium (Fig. 94 D) kann schon durchaus als ein junges Mollusk, als eine junge Schnecke in Anspruch genommen werden. Es hat nur mehr zwei Trochophorakennzeichen bewahrt: die larvale Urniere und den Wimperreifen am Kopf. Durch die Wimperbewegung dieses Organs ist die junge Schnecke zu lebhaftem Schwimmen im Meerwasser befähigt, und dies um so mehr als der hier als Velum bezeichnete Wimperkranz häufig in zierliche Lappenbildungen ausgezogen erscheint. Nach ihm wird dies im Entwicklungskreis vieler Mollusken wiederkehrende Stadium als die typische *Veligerlarve* der Mollusken bezeichnet.

Wir haben von der Entwicklung der Organe im Inneren eigentlich Weniges angedeutet. Verlockend wäre es hierauf näher einzugehen. Vor allem nimmt hier die Umbildung des Coelomkomplexes, die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Gonade, welche neuerdings durch die Arbeiten der Korscheltschen Schule, durch die Untersuchungen von Meisenheimer, Otto und Tönniges u. a. bedeutsam gefördert wurde, das Interesse in Anspruch.

Wie sich aus der typischen Trochophoralarve die Organisation der *Lamellibranchier* hervorbildet, kann nur kurz angedeutet werden. Hier müssen wir von allen jenen Gestaltumwandlungen, durch welche bei den Schnecken die schärfere Absetzung des spiralig eingerollten Eingeweidesackes, die für die letztere Gruppe typische Asymmetrie der Bildungen bedingt wird, absehen. Wir müssen auf unser Ausgangsstadium (Fig. 94 A) zurückgehen. Wenn wir annehmen, daß die ursprünglich napfförmige Schalenanlage den Körper sattelförmig umwächst, wodurch die Anlage der beiden seitlichen Schalenhälften der Klappmuscheln gebildet wird, und daß dementsprechend auch die beiden Mantelfalten sowie die Mantelhöhle eine mächtige Entwicklung zu den Seiten des Körpers erlangen, bis schließlich der ganze Körper von den paarigen Schalenklappen umhüllt erscheint, so wird man im allgemeinen die Organisation der Klappmuscheln von der Ausgangsform der Trochophora ableiten können. Erwähnt sei noch, daß auch bei vielen Lamellibranchiaten ein mittelst der vorgestreckten Lappen des Velums frei umherschwärmendes Stadium, vergleichbar der Veligerlarve der Gastropoden, zur Beobachtung kommt, sowie daß sich der Wimperapparat der Larve im ausgebildeten Tiere in der Form der den Lamellibranchiern eigentümlichen Mundlappen erhält.

VII. TENTACULATA, KRANZFÜHLER.

Eine formenärmere Gruppe des Tierreichs, welche von manchen Autoren mit dem wenig passenden Namen ,,Molluscoidea" bezeichnet wird, und welche in mancher Hinsicht eine Zwischenstellung zwischen den großen Gruppen der Protostomia und der Deuterostomia einnimmt. Wir legen weniger Gewicht auf den von manchen Seiten unternommenen Versuch, die Tentaculata gewissen sedentären Enteropneustenformen (Rhabdopleura) zu nähern, als auf die Tatsache, daß die Tentaculata die einzige Gruppe der Protostomia sind, in welcher Spuren einer Mesodermbildung durch Abfaltung beobachtet wurden. Man möchte wohl versucht sein, in ihnen den uralten Überrest einer Bilateriengruppe zu erkennen, welche in gleicher Weise Beziehungen zu den Protostomia, wie zu den Deuterostomia aufwies. Wenn wir sie der ersteren Gruppe zurechnen, so bestimmt uns hierzu der Umstand, daß die Larvenformen dieser Wesen (Fig. 98) gewisse Anklänge an den Trochophoratypus erkennen lassen, und daß sich bei ihnen der Blastoporus von hinten nach vorne sich schließend als Schlundpforte erhält.

Es handelt sich meist um Meerestiere von sedentärer Lebensweise. Der Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Körpergestalt, welchen A. Lang in einer gedankenvollen Schrift so anziehend behandelt hat, beeinflußt ihre morphologische Ausbildung. In cuticularen Röhren oder Gehäusen wohnend, manchmal schalenbildend, entwickeln sie an ihrem Kopfe eine oft fast radiär ausstrahlende Tentakelkrone zu wimpernder Nahrungsbeschaffung. Die schleifenförmige Einkrümmung des Darmes (Fig. 95), die Annäherung des Afters (*an*) an die Mundöffnung (*m*) ist eine weitere Folge sedentärer Lebensgewohnheit. Neigung zum Hermaphroditismus, ein hochausgebildetes Regenerationsvermögen, das sich im Abwerfen und der Wiedererzeugung der Köpfchen kundgibt und in einer Gruppe zu Knospungsprozessen und zur Stockbildung steigert, sind aus der gleichen Quelle abzuleiten.

Wir rechnen zu den *Tentakulaten* drei Klassen: die *Phoronoidea*, wurmartige Formen, solitär in Röhren wohnend, doch durch Vergesellschaftung am Meeresgrunde rasenbildend, die *Moostierchen* oder *Bryozoen* durch Knospung stockbildend, im Habitus ihrer Stöckchen vielfach an Hydroiden erinnernd und die schalentragenden *Brachiopoden* (*Armfüßer*), deren zweiklappige Schalen als Leitfossilien den Paläontologen wohlbekannt sind, ein Stamm, der sich von den ältesten Zeiten der Erdgeschichte bis zur Gegenwart in wunderbarer Lebenszähigkeit erhalten hat.

Während im ,,massigen Typus" der Mollusken die Gewebe mesenchymatischen Ursprungs vorherrschen, so daß die Coelomderivate (Gonade und Pericard) nur einen geringeren Raum beanspruchen, erweisen sich die *Tentaculata* als ausgesprochene Coelomaten. In der ausgedehnten das Körperinnere einnehmenden Coelomhöhle (Fig. 95 *c*), welche von den reifenden Geschlechtsprodukten erfüllt wird, in dem Zurücktreten mesenchymatischer Gewebe, in dem Besitz eines geschlossenen Blutgefäßsystems nähern sie sich — wenigstens

habituell — den echten Enterocoeliern, als welche uns die in der Gruppe der Deuterostomia vereinigten Formen erscheinen.

Wir entwickeln den morphologischen Grundplan dieser Gruppe an dem wohlbekannten Beispiel der Gattung *Phoronis*, welche die ursprünglichsten Züge der Organisation bewahrt zu haben scheint. Der Bau der Bryozoen und der Brachiopoden läßt sich unschwer auf diesen Typus zurückführen.

Bau von Phoronis.

Fig. 95. Medianschnitt durch Phoronis, schematische Ansicht von der linken Körperseite. Der Rumpf ist im Verhältnis zum Kopf viel zu kurz gezeichnet. *an* After, *c* Leibeshöhle (Coelom des Rumpfes), *d* absteigender Darmschenkel, *d'* aufsteigender Darmschenkel, *do* dorsal, *dw* Darmwand, *ep* Epistom (Oberlippe), *lh* Lophophorhöhle, *lw* Leibeswand (Hautmuskelschlauch), *m* Mund, *n* Niere, *sp* Septum, *v* ventral.

Phoronis ist ein würmchenähnliches Wesen (Fig. 95) dessen Körperlänge selten 4—5 cm übersteigt. Es wohnt in selbsterzeugten, mit Sandkörnchen beklebten Röhren oder in Bohrlöchern in Steinen versenkt. Sein Körper zerfällt bei äußerlicher Betrachtung in zwei Abschnitte, die wir populärerweise als Kopf und Rumpf bezeichnen könnten. Der mit einer Tentakelkrone versehene Kopf bezeichnet das vordere Körperende, während der Rumpf hinten mit einer ampullenförmigen Erweiterung endigt. Sämtliche Leibesöffnungen (Mund *m*, After *an*, Nephridialporen *n*) sind in die Nähe des vorderen Körperendes verlagert. Der Darmkanal bildet eine U-förmige Schlinge, welche an ihrer unteren Umbiegungsstelle eine Magenerweiterung erkennen läßt. Wir können am Darm den vom Munde (*m*) zum Magen ziehenden Teil als den absteigenden Schenkel (*d*), den vom Magen zum After (*an*) ziehenden Teil als den aufsteigenden Schenkel (*d'*) des Darmes bezeichnen. Das Tier ist bilateral-symmetrisch (Fig. 96). Wir wollen zu deskriptiven Zwecken jene Körperseite, welcher der absteigende Darmschenkel (Fig. 95 d) genähert ist, als Bauchseite bezeichnen, während der aufsteigende, zum After ziehende Darmschenkel (*d'*) der Dorsalseite des Körpers nahe liegt.

Der mit hohlen (Coelomräume in sich aufnehmenden und Blutgefäße führenden) bewimperten Tentakeln besetzte Kopf wird in wissenschaftlichen Beschreibungen gewöhnlich als *Lophophor* oder *Tentakelträger* bezeichnet. Dieser Körperabschnitt ist von der Dorsalseite her eingebuchtet (Fig. 96). Er gewinnt sonach eine hufeisenförmige Gestalt oder läuft in zwei dorsalwärts schräg aufsteigende Schenkel, die *Lophophorarme*, aus, welche nicht selten, wie auch bei den Brachiopoden, spiralig eingerollt werden. Da die Tentakel am ganzen Rande des Lophophors angewachsen sind, so können wir sagen, der Kopf dieser Tiere trägt einen (dorsalwärts nicht ganz geschlossenen) Tentakelkranz, welcher entsprechend der dorsalen zwischen den beiden

Lophophorarmen gelegenen Einbuchtung ebenfalls hufeisenförmig eingebogen erscheint.

Die Mundöffnung (Fig. 95, 96 *m*) liegt innerhalb dieses Tentakelkranzes und wird von einer oberlippenähnlichen Hautfalte (Epistom *ep*) überwölbt, ähnlich wie der Kehldeckel den Eingang in den Kehlkopf des Menschen überdeckt. Die Afteröffnung (*an*) liegt außerhalb des Tentakelkranzes dorsalwärts auf einer am Halse vorragenden Analpapille, die auch gleichzeitig die paarigen Exkretionsporen (die Nierenöffnungen *n*) trägt.

Die das Körperinnere erfüllende Leibeshöhle trennt die Leibeswand (Fig. 95 *lw*) von der Darmwand (*dw*). Erstere stellt einen typisch ausgebildeten

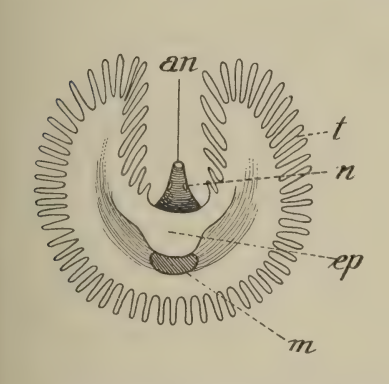


Fig. 96. Schematische Ansicht des Kopfes (Lophophors) von Phoronis in der Ansicht von oben. In Wirklichkeit sind die Lophophorarme meist spiralig eingerollt, was in der Zeichnung der Einfachheit halber weggelassen wurde. *an* After auf der Analpapille, *ep* Oberlippe (Epistom), *m* Mund, *n* äußere Nierenöffnung, *t* Tentakel.

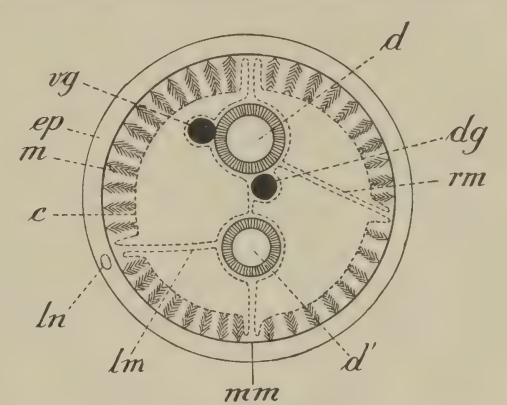


Fig. 97. Querschnitt durch die Rumpfregion von Phoronis. Schema zur Darstellung des Schichtenbaues dieser Form. *c* Coelomepithel, *d* absteigender Darmschenkel, *d'* aufsteigender Darmschenkel (Enddarm), *dg* Dorsalgefäß, *ep* Epidermis (ektodermales Körperepithel), *lm* linkes Seitenmesenterium, *ln* Längsnerv, *m* Muskelschicht (die Längsmuskeln des Hautmuskelschlauches sind quer durchschnitten), *mm* medianes Mesenterium, *rm* rechtes Seitenmesenterium, *vg* ventrales (mehr links gelegenes) Längsgefäß.

Hautmuskelschlauch dar und besteht von außen nach innen aus folgenden Schichten: 1. die Epidermis (das ektodermale Epithel der Haut, Fig. 97 *ep*); 2. die Leibesmuskulatur, welche aus einer äußeren Ringmuskellage und einer inneren Schicht längsverlaufender Fasern (*m*) besteht; 3. ein äußerst zartes peritoneales Coelomepithel (*c*). Die Darmwand (bei *d*) besteht von außen nach innen aus folgenden Schichten: 1. peritoneales Coelomepithel, 2. Darmmuskelschicht, 3. Darmepithel.

Die Leibeshöhle gliedert sich, entsprechend der Teilung des Körpers in Kopf und Rumpf, durch ein queres Septum (Fig. 95 *sp*) in zwei Abschnitte, von denen der vordere, als Lophophorhöhle (*lh*) bezeichnet, sich in die Tentakel und das Epistom fortsetzt, während der zweite hintere, größere Raum, die Rumpfhöhle, durch Mesenterien in längsverlaufende Unterabteilungen zerlegt wird. Der Darm ist nämlich an der Leibeswand durch ein median verlaufendes Hauptmesenterium (Fig. 97 *mm*) und durch sekundär hinzukommende Lateralmesenterien (*lm*, *rm*) befestigt.

Das Nervensystem von *Phoronis* bildet zeitlebens (wie auch bei vielen Brachiopoden) einen Teil der äußeren Haut. Wir unterscheiden einen den

Mund umgebenden Schlundring, welcher dorsalwärts zu einem Gehirnganglion anschwillt und einen linksseitig entsprechend der Ansatzstelle des linken Lateralmesenteriums verlaufenden Längsnerven (Fig. 97 *ln*) abgibt.

Das Blutgefäßsystem von *Phoronis* ist ein geschlossenes. Wir können an dem absteigenden Schenkel des Darmes ein dorsales (*dg*) und ventrales (*vg*) längsverlaufendes Hauptgefäß unterscheiden, welche am Magen durch Vermittlung eines Blutgefäßnetzes in Verbindung stehen. Im dorsalen Längsgefäß steigt das Blut zum Kopf empor, von welchem es, in den Tentakeln arteriell geworden, durch das mehr linksseitig gelegene Ventralgefäß nach hinten abfließt. Die Verbindung zwischen Dorsal- und Ventralgefäß vollzieht sich im Kopfe durch Vermittlung eines kompliziert gebauten Gefäßringes, der Blutgefäße in die Tentakel abgibt. Das Blut von *Phoronis*, an sich farblos, enthält rote, haemoglobinführende Blutkörperchen.

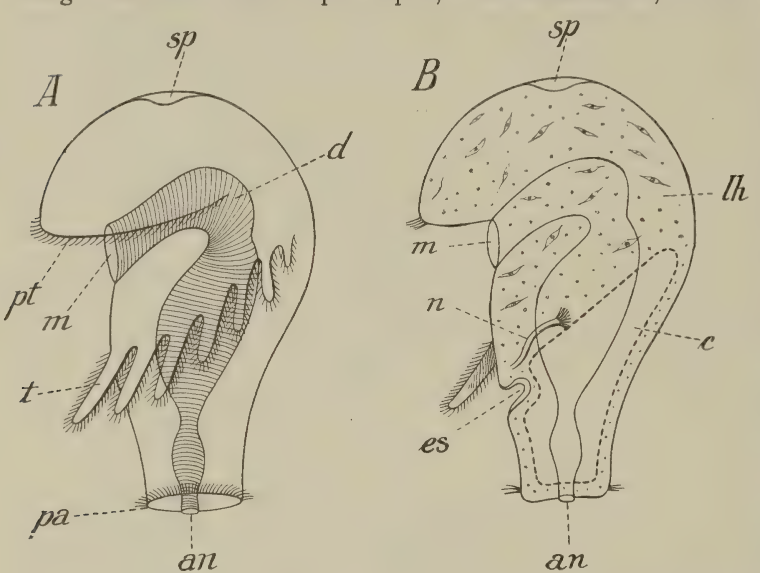


Fig. 98. Schematische Darstellung der Larve von Phoronis (sog. Actinotrocha). *A* in der Ansicht von der linken Seite, *B* innere Organisation. Man vergleiche das Bild der Trochophora Fig. 6 *A* S. 182 und Fig. 45 *A* S. 223. *an* After, *c* Rumpfcoelom (sekundäre Leibeshöhle), *d* Darm, *es* Ektodermeinstülpung, aus welcher die ganze Körperwand des späteren Rumpfes gebildet wird; *lh* primäre Leibeshöhle, aus dem Blastocoel entstanden; die Lophophorcoelomhöhle des ausgebildeten Tieres entsteht erst später; *m* Mund, *n* larvale Niere, *pa* praeanaler Wimperkranz, *pt* bewimperter Rand des Kopflappens (Prototroch), *sp* Scheitelplatte, *t* larvale Tentakel.

Das linksseitig nach hinten führende Ventralgefäß gibt in die Coelomhöhle blinde Fortsätze ab, die von einem fettkörperähnlichen Gewebe, das durch Wucherung des Coelomepithels entsteht und seiner Funktion nach vielleicht in die Gruppe peritonealer Exkretionsorgane zu rechnen ist, umhüllt werden. Hier werden auch die Geschlechtsprodukte gebildet, welche reif in die Leibeshöhle gelangen und durch die Nephridien nach außen befördert werden. Letztere (Fig. 95 *n*) sind 2 kurze, mit bewimperten Ostien in der Leibeshöhle beginnende Kanälchen, welche zu den Seiten des Afters nach außen münden (Fig. 96 bei *n*). Die Embryonen durchlaufen die ersten Stadien ihrer Entwicklung zwischen den Tentakeln des Muttertieres.

Entwicklung von Phoronis.

Die freischwimmenden Larven, als *Actinotrocha* (Fig. 98) schon von Joh. Müller beschrieben, können als modifizierte Trochophorastadien betrachtet werden. Wir erkennen an der *Actinotrocha* als Zentrum des larvalen Nervensystems die apikale Scheitelplatte (*sp*), während die Episphaere den Mund kappenförmig überwölbt. Der stark bewimperte Rand dieses Praeorallappens (*pt*) ist

dem Prototroch zu vergleichen, während eine hinter dem Munde schräg herabziehende Tentakelkrone (*t*) aus dem postoralen Wimperkranz hervorgegangen zu sein scheint. In ihr erkennen wir den Vorläufer des Tentakelkranzes der ausgebildeten Form. Sehr auffällig ist auch ein dem Paratroch zu vergleichender praeanaler Wimperkranz (*pa*). Der Darm hufeisenförmig ventralwärts eingekrümmt, besteht aus dem ektodermalen Oesophagus (Stomodaeum), aus einem erweiterten Magen und verengten Endabschnitt (Intestinum). Letztere gehen aus dem Mesenteron hervor, während ein eigentliches Proctodaeum zu fehlen scheint. Ein Paar larvaler, mit Solenocyten besetzter Exkretionsröhrchen (Fig. 98 B *n*), blind nach innen endigend, scheint während der ungemein komplizierten und schwer zu verstehenden Umwandlung der Actinotrocha in den jungen Wurm direkt in die Nephridien dieser Form überzugehen.

Wie sich die Organisation der Bryozoen und Brachiopoden auf das hier für Phoronis entwickelte Schema zurückführen läßt, soll nur kurz angedeutet werden. Die Einzeltierchen der Bryozoen sind von mikroskopischer Kleinheit und dementsprechend von einfacherem Bau. Durch Knospung bilden sie Stöckchen. Alle in einem solchen Stöckchen vereinigten Individuen stehen untereinander in körperlichem Zusammenhang. Dagegen finden wir bei den Brachiopoden nur Einzelformen, gestielt am Meeresgrunde festgewachsen, deren Körper vollständig von einer zweiklappigen Kalkschale umhüllt ist. Die beiden Schalenklappen sind hier nicht, wie bei den Klappmuscheln bilateral-symmetrisch, rechts- und linksseitig angeordnet. Wir unterscheiden bei den Brachiopoden eine gewölbte Schalenklappe, welche häufig schnabelartig verlängert die Bauchseite des Körpers bedeckt, von einer flacheren Dorsalklappe. Wie bei den Mollusken werden auch hier die Schalenklappen von einer Mantelfalte der Haut durch Sekretion erzeugt. Ein komplizierter Muskelapparat besorgt das Öffnen und Schließen dieser zweiklappigen Schale.

VIII. ÜBER DEUTEROSTOMIA IM ALLGEMEINEN.

Unter dem Namen *Deuterostomia* wird — wie oben (S. 212) erörtert wurde — eine Reihe von verschiedenen Stämmen des Tierreiches vereinigt, deren gemeinsames Merkmal darin zu suchen ist, daß in ihrer Entwicklung keinerlei Beziehungen des Blastoporus zum definitiven Munde zu erkennen sind. Der Urmund geht hier regelmäßig in den definitiven After über oder weist der Lage nach Beziehungen zu dieser Körperöffnung auf, während der Mund an einer von der Lage des Urmundes entfernten Stelle gebildet wird (vgl. Fig. 117 und 118). Fügen wir hinzu, daß in dieser ganzen Gruppe kaum irgendwo Spuren von ektodermaler Mesenchymbildung (Entwicklung eines Ektomesoderms) zu beobachten sind und daß das Mesoderm meist durch Abfaltung vom Urdarm (Fig. 42 S. 217 und Fig. 118 D) in der Form paariger Coelomdivertikel gebildet wird (oder doch in einer auf diese Entstehungsweise zurückführbaren Form), so haben wir die Hauptpunkte der embryologischen Kennzeichnung dieser Gruppe gegeben. Ihre freischwimmenden Larvenformen (Fig. 103, 119) zeigen nur entferntere Anklänge an den Trochophoratypus.

Groß ist die Formenmannigfaltigkeit der Deuterostomia und ungemein wechselnd der Reichtum an Einzelformen in den verschiedenen hierher zu rechnenden Stämmen. Als kleinere formenärmere Gruppen treten uns die planktonischen *Pfeilwürmer* (*Chaetognathen*) und die sedentärer Lebensweise zugeneigten *Enteropneusten* (*Schlundatmer*) entgegen, versprengte Überbleibsel einer in ferner Urzeit wohl reicher entwickelten Gruppe von Lebensformen. Von den beiden hierher zu zählenden formenreicheren Gruppen führt uns die der *Stachelhäuter* oder *Echinodermen* in gleicher Weise in die ältesten Zeiten der Erdgeschichte zurück, während der Stamm der *Chordatiere* (*Chordaten*), zu denen man die *Manteltiere* (*Tunicata*), die *Schädellosen* (*Acrania*) und die *Vertebraten* oder *Wirbeltiere* rechnet, einem jüngergeborenen Sproß der tierischen Reihe vergleichbar, in Zeiten, die der Gegenwart näher liegen, seine höchste Entfaltung erreicht hat.

Wenn wir die kleine Gruppe der Pfeilwürmer, aus deren Entwicklung wir oben (S. 217 Fig. 42) nach den lichtvollen Darstellungen O. Hertwigs ein Stadium herausgegriffen haben, übergehen, so treten uns in den Gruppen der Enteropneusten, der Echinodermen und der Chordaten drei Stämme entgegen, deren nähere Beziehungen zueinander durch Untersuchungen embryologischer und anatomischer Natur in den letzten Dezennien dem suchenden Auge sich eröffnet haben. Wie verschiedenartig auch die Vertreter dieser Gruppen auf den ersten Blick uns anmuten, so scheinen sie doch durch gewisse gemeinsame Züge, durch eine wahrscheinlich stets ungemein komplizierte Phylogenese in geheimnisvoller Weise verbunden. Wir deuten nach dieser Richtung kurz an: die Neigung zur Ausbildung röhrig versenkter Teile des Zentralnervensystems, die uns im Kragenmark von Balanoglossus, in den Radiärnerven der Echiniden und Holothurien, im Medullarrohr der Vertebraten entgegentritt, die Entwicklung eines inneren, durch Verkalkung mesenchymatischer Teile entstandenen Skelettes, das Vorkommen porenartiger Ausmündungen des Coeloms. Eine gewisse Tendenz zu asymmetrischer Körperentwicklung ist in manchen Formen dieser Gruppe zu erkennen, so die in ihren ursächlichen Beziehungen noch jeder Erklärung unzugängliche Verlagerung des Mundes nach der linken Körperseite bei Rhabdopleura, in der Metamorphose der Echinodermen und bei den schwer zu analysierenden Larvenformen von Amphioxus.

IX. ENTEROPNEUSTA, SCHLUNDATMER.

Bau von Balanoglossus.

Die Sippe der *Eichelwürmer* (*Balanoglossen*), derzeit schon in eine Reihe von Familien und Gattungen aufgeteilt, deren anatomische Erforschung an die Namen Kovalewsky und Spengel geknüpft ist, umfaßt wurmähnliche bilateralsymmetrische Formen (Fig. 99), welche in der Gezeitenzone in selbstgegrabenen, mit Schleim austapezierten Röhren im Sande leben. Es sind typische Coelomtiere, im Vorhandensein eines Hautmuskelschlauches sowie dorsaler und ventraler Mesenterien und längsverlaufender Blutgefäßstämme an die Anneliden erinnernd. Nicht eigentlich segmental gegliedert, aber durch die in regelmäßiger Aufeinanderfolge wiederkehrenden Kiemenspalten (Fig. 99 *Br*),

Gonadensäckchen und Leberausstülpungen (*L*) des Darmkanals gleichsam einen ersten Versuch zu metamerer Gliederung des Körpers andeutend, zerfällt ihr Körper in drei Regionen von sehr verschiedener Längenerstreckung, welche als Eichel (*E*), Kragen (*K*) und Rumpf (*R* in Fig. 104) bezeichnet werden. Der vorderste Körperabschnitt, die Eichel, gewissermaßen ein wurmartig schwellbarer mit verengtem Halse dem Körper eingefügter Kopflappen, enthält in seinem Inneren ein unpaares mit linksseitigem Porus (Eichelporus Fig. 100, 104 *ep*) sich öffnendes Coelom (Fig. 100 *ec*). Die kurze, stark muskulöse Kragenregion birgt ein Paar von Coelomsäckchen (*kc*), welche sich in medianen Mesenterien berühren und durch Kragenporen (Fig. 104 *kp*) ausmünden. Die langgestreckte Rumpfregion enthält in ihrem Inneren zwei geschlossene, in einem medianen Mesenterium aneinanderstoßende Säcke des Rumpfcoeloms (Fig. 104 *rc*). Die Mesenterien der Kragen- und Rumpfregion dienen als Aufhängebänder des gestreckt verlaufenden Darmkanals. Der Mund (Fig. 100, 104 *m*) findet sich ventral an der Grenze von Eichel- und Kragenregion, der After (Fig. 99 *Af*, Fig. 104 *a*) terminal am hinteren Körperende. Im übrigen zerfällt die Rumpfregion in verschiedene, wenig scharf begrenzte Abschnitte, je nachdem die dorsal gelegenen äußeren Kiemenöffnungen (Fig. 99 *Br*), wie dies im vorderen Abschnitte der Fall ist, der betreffenden Partie einen besonderen Charakter verleihen, oder die häufig in faltenförmigen Erhebungen (Genitalpleuren) der Leibeswand geborgenen Gonadensäckchen (bei *Bg*) vorherrschen, oder die Leberdivertikel (*L*) des Darmkanals bräunlich gefärbte Vorragungen erzeugen. Die abdominale Endregion des Körpers entbehrt aller dieser Bildungen.

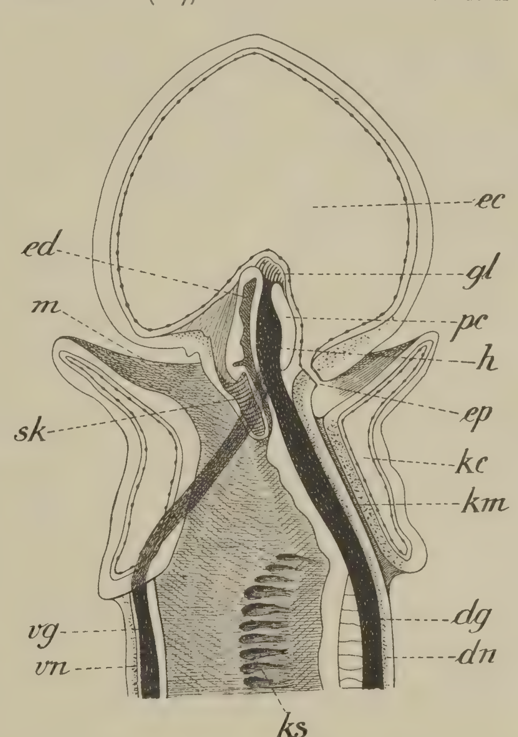


Fig. 100. Medianschnitt durch Glossobalanus minutus. Nach SPENGEL und einem Bilde aus LANGS Lehrbuch, vereinfacht. *dg* dorsales Blutgefäß, *dn* dorsaler Nervenstrang, *ec* Eichelcoelom, *ed* Eicheldarmdivertikel, sog. Notochord, *ep* Eichelporus, *gl* Eichelglomerulus, *h* Herz, *kc* Kragencoelom, *km* Kragenmark, *ks* Kiemenspalten, *m* Mund, *pc* Pericardialsäckchen, *sk* Skelettkörper, *vg* ventrales Blutgefäß, *vn* ventraler Nervenstrang.

Fig. 99. Glossobalanus minutus. Nach SPENGEL aus CLAUS-GROBBEN. *E* Eichel, *K* Kragen, *Bg* Branchiogenitalregion, *Br* Kiemenspalten, *L* Leberregion, *Af* After.

Der Kragenabschnitt des Darmes setzt sich nach vorne in ein dorsalwärts entspringendes und in die Eichel ragendes unpaares Divertikel (Eicheldarm Fig. 100, 104 *ed*) fort, welches wegen des eigenartigen Charakters seiner Zellen von manchen Autoren als Chordarudiment (Notochord) gedeutet wurde. Der vorderste Abschnitt des Darms im Rumpfe ist von seitlichen Kiemenspalten durchbohrt (Fig. 100 *ks*, 101 *ki*), welche durch besondere Kiemengänge (Fig. 101 *kg*) dorsalwärts nach außen münden. Der Besitz eines durch Kiemenspalten gekennzeichneten, respiratorischen Funktionen sich widmenden vorderen Darmabschnittes nähert die Balanoglossen in auffallender Weise dem Stamm der Chordatiere, auf dessen wirbellose Vorstufen sie in geheimnisvoller Weise hindeuten.

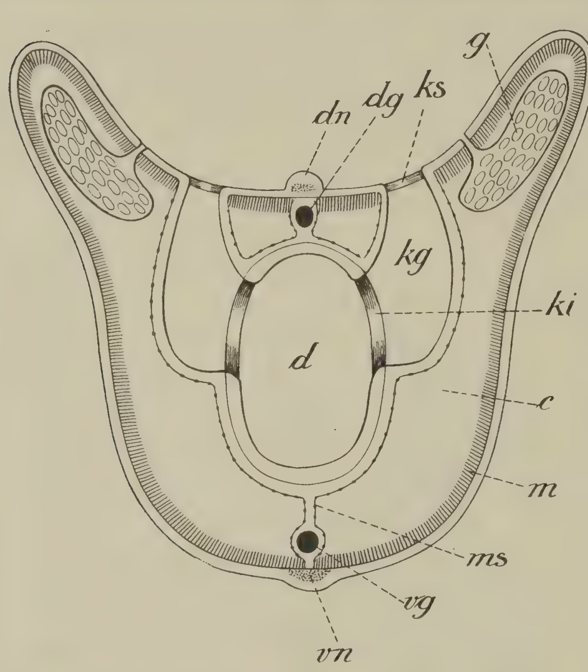


Fig. 101. Querschnitt durch die Kiemenregion von Balanoglossus. Schema. *c* Rumpfcoelom, *d* Darm, *dg* dorsales Blutgefäß, *dn* dorsaler Nervenstrang, *g* Genitalsäckchen, *kg* Kiemengang, *ki* dessen innere Öffnung in den Darm (innere Kiemenspalten), *ks* dessen äußere Öffnung (äußere Kiemenspalten), *m* Körpermuskelschicht *ms* ventrales Mesenterium, *vg* ventrales Blutgefäß, *vn* ventraler Nervenstrang.

Das Nervensystem subepithelial gelegen und einen in den tieferen Schichten der drüsenreichen Haut verbreiteten Plexus von Ganglienzellen und Nervenfasern bildend, sammelt sich in der Mittellinie des Rükkens und des Bauches zu einem dorsalen (Fig. 100, 101 *dn*) und ventralen (*vn*) Längsstamme, welche an der Grenze von Kragen und Rumpf durch seitliche verstärkte Züge des allgemeinen Plexus zusammenhängen. Die Fortsetzung des dorsalen Längsstammes nach vorne ist in der Kragenregion röhrenförmig (Fig. 100 *km*) in das Körperinnere versenkt (Kragenmark) und steht mit einer mächtigen Nervenmasse an der Eichelbasis in Verbindung.

Balanoglossus besitzt ein geschlossenes Blutgefäßsystem, welches in der Körperwand, sowie in den Kiemenbalken und in der Darmwand ein reichverzweigtes Netz bildet. Ein Längsstamm im dorsalen Mesenterium (Fig. 100, 101 *dg*) führt das in der Richtung von hinten nach vorn strömende Blut zu einem in der Eichel gelegenen, sowohl nach morphologischer wie nach funktioneller Beziehung noch ungemein rätselhaften Organkomplex. Es sammelt sich daselbst in einem zwischen dem Eicheldarm und einem dorsalen geschlossenen Pericardsäckchen (Fig. 100 *pc*) gelegenen lacunären Becken (Herz *h*), dessen Ränder hufeisenförmig von einem Blutgefäßgeflecht (*gl*) eingefaßt erscheinen. Dieses mit drüsigen Peritonealzellen belegte Wundernetz (Eichelglomerulus)

wird als Exkretionsorgan gedeutet. Von hier fließt das Blut in seitlich den Schlund umziehenden Bahnen nach dem ventralen Hauptgefäß (Fig. 100, 101 *vg*) ab, welches es den hinteren Körperpartien zuführt.

In der Kiemenregion, dieselbe nach hinten überschreitend, finden sich paarige Gonadensäckchen (Fig. 101 *g*), welche seitlich von den äußeren Kiemenöffnungen in einer Porenreihe nach außen münden.

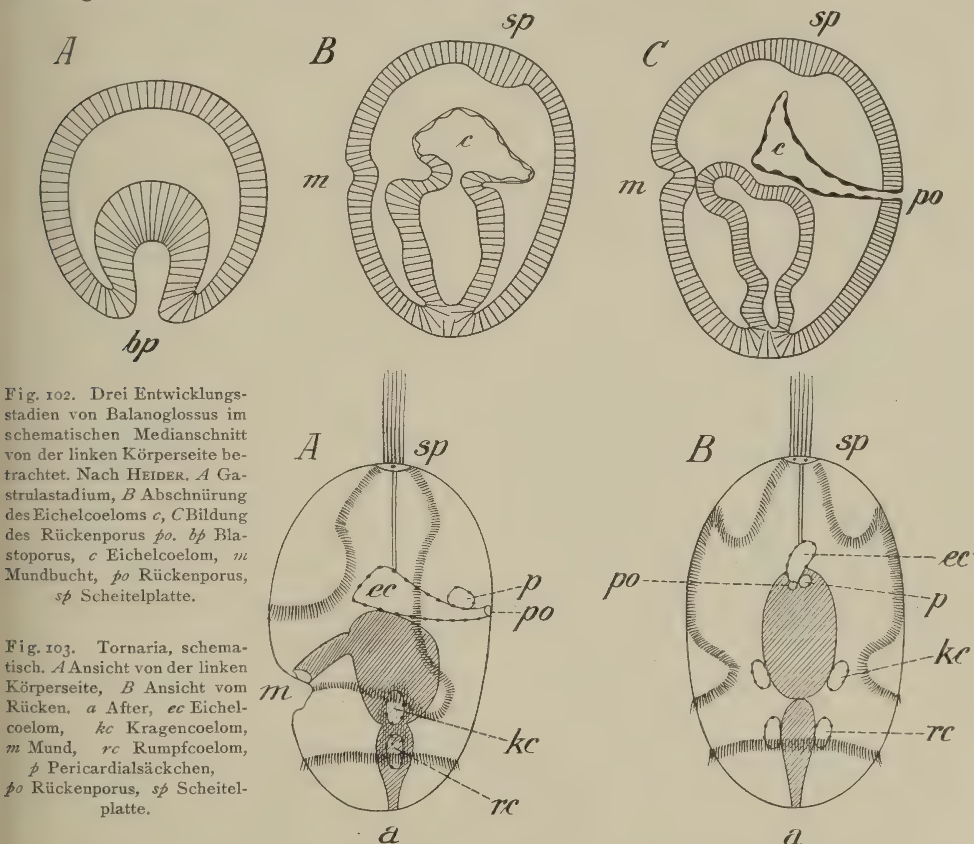


Fig. 102. Drei Entwicklungsstadien von Balanoglossus im schematischen Medianschnitt von der linken Körperseite betrachtet. Nach HEIDER. *A* Gastrulastadium, *B* Abschnürung des Eichelcoeloms *c*, *C* Bildung des Rückenporus *po*. *bp* Blastoporus, *c* Eichelcoelom, *m* Mundbucht, *po* Rückenporus, *sp* Scheitelplatte.

Fig. 103. Tornaria, schematisch. *A* Ansicht von der linken Körperseite, *B* Ansicht vom Rücken. *a* After, *ec* Eichelcoelom, *kc* Kragencoelom, *m* Mund, *rc* Rumpfcoelom, *p* Pericardialsäckchen, *po* Rückenporus, *sp* Scheitelplatte.

Entwicklung von Balanoglossus.

Wenn die Eichelwürmer in dem Besitz eines Chordarudimentes, eines röhrenförmigen dorsalen Kragenmarkes und einer von Kiemenspalten durchbrochenen Partie des Darmes an vereinfachte Chordaten gemahnen, so schließen sie sich in ihrer Entwicklung auf das innigste den Echinodermen an. Die typische Larvenform der Balanoglossen, als *Tornaria* (Fig. 103) bezeichnet, erinnert so sehr an die bekannten Formen der Echinodermenlarven, daß Johannes Müller, der in einer Reihe verehrungswürdiger Arbeiten die Grundlagen unserer Erkenntnis dieser Formen verzeichnete, die Tornaria für eine Larvenform der Stachelhäuter hielt. Wer die ersten Entwicklungsvorgänge, durch welche die Tornaria aus dem Ei gebildet wird, verfolgt, wird immer aufs neue von der Ähnlichkeit mit der Art der Echinodermenentwicklung überrascht.

Die kleinen, dotterarmen, hololecithalen Eier durchlaufen eine reguläre Furchung, welche zur Ausbildung einer rundlichen Keimblase und einer typi-

schen Invaginationsgastrula (Fig. 102 A) führt. Der Gastrulamund, an dessen Stelle die spätere Afteröffnung sich bildet, wird vorübergehend verschlossen (Fig. 102 B und C), während sich vom Urdarm nach vorne eine zartwandige Blase (*c*) abschnürt, welche bald an der Rückenseite des Embryos durch einen Porus (*po*) nach außen mündet. Dieser Rückenporus wird zum Eichelporus des Balanoglossus, während wir in der abgeschnürten Blase die Anlage des Eichelcoeloms erkennen. Am Vorderende des birnenförmigen Embryos entwickelt sich als Ektodermverdickung die Scheitelplatte (*sp*) der Larve, welche wie die der Trochophora als Sinnesapparat und larvales Nervenzentrum fungiert. Die Eichelcoelomblase (*ec* in Fig. 103) ist durch einen kontraktilen Strang an die Scheitelplatte (Fig. 103 *sp*) angeschlossen. Der Darm krümmt sich nun ventralwärts gegen eine inzwischen entstandene Ektodermeinsenkung (Mundbucht, Fig. 102 *m*), in welche sein Vorderende sich eröffnet; mit diesem Durchbruch und mit der Wiedereröffnung des Afters (Blastoporus) ist der Darm durchgängig und zur Aufnahme von Nahrungspartikeln geeignet geworden (Fig. 103). Er hat sich inzwischen durch Einschnürungen in drei Abschnitte (Oesophagus, Magen und Intestinum) gegliedert. Diese Veränderungen entsprechen jenen, die wir oben (S. 212) für die betreffenden Entwicklungsstadien der Echinodermen geschildert haben.

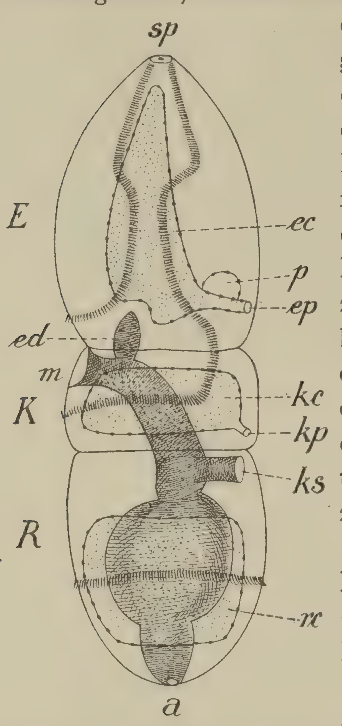


Fig. 104. Übergang von der Tornaria in den jungen Balanoglossus. Schema im Anschlusse an Morgan. *a* After, *E* Eichelregion, *ec* Eichelcoelom, *ed* Eicheldarmdivertikel, sog. Notochord, *ep* Eichelporus, *K* Kragenregion, *kc* Kragencoelom, *kp* Kragenporus, *ks* erste angelegte Kiemenspalte, *m* Mund, *p* Pericardialsäckchen, *R* Rumpfregion, *rc* Rumpfcoelom, *sp* Scheitelplatte.

Die freischwimmende *Tornaria* (Fig. 103) wird durch die rudernde Tätigkeit eines kompliziert verlaufenden Wimpersaumes bewegt. Von der Scheitelplatte ziehen radiär geordnet vier Wimperschnüre nach hinten, von denen die beiden ventralen sich quer vor dem Munde vereinigen, während die beiden dorsalen Schnüre nach verschiedenartigen Biegungen zu einem postoralen Quersaume verschmelzen. Der Mund liegt sonach in einem rings umsäumten Mundfelde. Eine ganz ähnliche Anordnung der Wimperapparate wird uns später bei den Echinodermenlarven begegnen. Der hintere Körperabschnitt ist von einer zirkulären Wimperschnur umsäumt.

Von inneren Umbildungen ist anzuführen, daß der Raum zwischen Darm und Haut sich mit Mesenchymzellen erfüllt, welche aus der Wand des Eichelcoeloms amoeboid in die gallertige Füllmasse der primären Leibeshöhle einwandern, und daß neben dem Magen zwei Säckchen als Anlagen des Kragencoeloms (Fig. 103 *kc*) und neben dem Enddarm ein hinteres Säckchenpaar (Rumpfcoelome *rc*) auftreten, vermutlich auf dem Wege der Divertikelbildung sich von den genannten Darmpartien trennend. Ein kleines, kontraktiles

Bläschen, das sog. Herz (*p*) der Tornaria, dem Porenkanal anliegend und in Hinsicht auf die Art seiner Entstehung viel umstritten, ist als Anlage des Pericardialsackes in der Eichel der ausgebildeten Form zu betrachten.

Wenn die pelagisch flottierende Tornaria ihre planktonische Existenz verläßt, um sich im Sande zu vergraben und in den jungen Eichelwurm umzuwandeln, so werden die Wimperschnüre rückgebildet. Es entwickelt sich (Fig. 104) aus dem praeoralen Teil des Larvenkörpers die Eichel (*E*), aus dem oralen Abschnitt die Kragenregion (*K*) und aus dem hinteren Körperabschnitt mit der zirkulären Wimperschnur der Rumpf (*R*), welcher später eine beträchtliche Streckung erfährt. Das Eicheldarmdivertikel (Notochord *ed*) und die paarigen Kiemengänge (*ks*) entwickeln sich als Ausstülpungen des vordersten, aber entodermalen Teiles des Darmkanals.

Den Eichelwürmern stehen die beiden merkwürdigen, erst in neuerer Zeit bekannt gewordenen Gattungen *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* nahe, welche in selbsterzeugten Röhren wohnend in ihrem Habitus durch Anpassung an die sedentäre Lebensweise an die Tentaculata erinnern. Der Körper ist verkürzt, der Darm U-förmig gebogen, die Eichel zu einer Saugscheibe umgebildet, vom Kragen erheben sich bewimperte Tentakel. Die Palaeontologen haben in den rätselhaften, ihrer Stellung nach viel umstrittenen Graptolithen die Skelettröhren vorweltlicher Rhabdopleuren erkannt.

X. ECHINODERMA, STACHELHÄUTER.

Eine eigenartige Gruppe von Formen, die sich wie Fremdlinge in unserer Lebewelt ausnehmen. Von rezenten Typen, die hierher zu rechnen sind, bewohnen die fünfstrahligen *Seesterne* (*Asteroidea* Fig. 106), denen sich die *Schlangensterne (Ophiuroidea)* mit rundlichen, seitlich beweglichen Armen anschließen, die kugelförmigen, bestachelten *Seeigel* (*Echinoidea* Fig. 105) und die gurkenförmig gestalteten *Seewalzen* (*Holothurioidea*) auch schon die seichteren Buchten und Uferzonen unserer Meere, mit zahlreichen häufig saugnapftragenden Füßchen *(f)* am Grunde langsam umherwandelnd, während die *Haarsterne (Crinoidea)*, meist festgewachsen und gestielt (Fig. 109, 115), verkalkten Liliengewächsen vergleichbar, mehr der Tiefsee angehören, aus welcher sie selten in unsere Museen gelangen. Spärliche Überreste einer unendlichen Mannigfaltigkeit früherer Erdperioden. Die verkalkten Hartgebilde ihres Körpers, fossiler Erhaltung fähig und in den ältesten Sedimentschichten unserer Gebirge verbreitet, lehren uns in den vorweltlichen *Beutelstrahlern (Cystoidea)*, den *Knospenstrahlern (Blastoidea)* und mannigfaltigen *Encriniten* Typen erkennen, die von den jetzt lebenden nicht unerheblich abweichen und deren Rekonstruktion nach den erhaltenen Resten die Gedankenarbeit und verknüpfende Phantasie der Forscher ständig in Anspruch nimmt.

Symmetrieverhältnisse.

Eine fünfstrahlige Radiärsymmetrie beherrscht den Bauplan dieser Tiere (Fig. 105, 106). Die bereits erwähnten schwellbaren Füßchen, in Doppelreihen angeordnet, welche wie Meridiane über den Körper hinlaufen (Fig. 105 *f*) oder auf Armen erhoben sind (Fig. 106 *Af*), kennzeichnen die Radien (Fig. 105 *r*),

während die füßchenlosen Zonen zwischen diesen Meridianen resp. die Winkel zwischen den Armen als Interradien (*i*) bezeichnet werden. Eine Hauptachse läßt sich durch die Mitte dieses fünfstrahligen Gebildes legen. Der eine Pol derselben ist meist von der Mundöffnung (Fig. 105 *m*, 106 *O*) eingenommen und kennzeichnet die Stelle, an welcher die fünf Füßchenreihen zusammenlaufen. Der gegenüberliegende Pol wird bei den festsitzenden Formen zum Anheftungspol, während er bei den freilebenden *Eleutherozoa*, unter welchem Namen Seesterne, Schlangensterne, Seeigel und Seewalzen zusammengefaßt werden, häufig die Afteröffnung (Fig. 105 B *a*) trägt. Doch ist diese Lage des Afters jedenfalls durch sekundäre Modifikation bedingt, während bei den ursprünglicheren For-

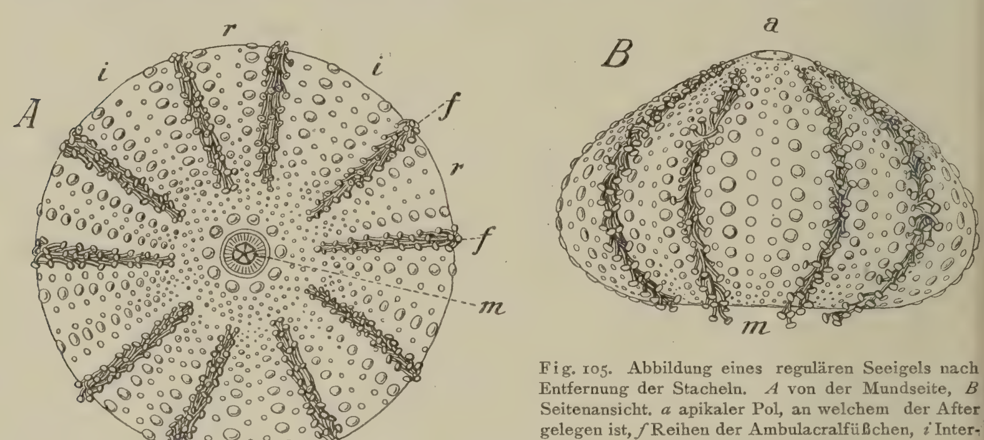


Fig. 105. Abbildung eines regulären Seeigels nach Entfernung der Stacheln. *A* von der Mundseite, *B* Seitenansicht. *a* apikaler Pol, an welchem der After gelegen ist, *f* Reihen der Ambulacralfüßchen, *i* Interradius, *m* Mund, *r* Radius.

men der After stets mehr oder weniger von dem aboralen Pole entfernt in einem Interradius gefunden wird.

Die fünfstrahlige Radiärsymmetrie ist nicht so sehr fixiert, daß nicht Abweichungen von ihr bemerkbar werden. Wir kennen Seesterne mit vermehrter Armzahl, wie die Solasteriden und Heliasteriden, während bei vielen Crinoiden die Arme durch dichotomische Verästelung in zahlreiche Zweige auseinanderfahren. Wichtiger sind vielleicht jene bei den Cystideen verbreiteten Fälle, die auf eine ursprünglich geringere Armzahl hindeuten. Wir finden hier Formen mit zwei und drei Armen. Es liegt nahe, daran zu denken, wie dies auch Häckel annahm, daß ursprünglich, wie bei Rhabdopleura, ein einziges mit Füßchen resp. Tentakeln besetztes Armpaar vorhanden war, zu welchem später ein unpaarer vom Munde dorsalwärts und nach hinten gerichteter Arm hinzukam, während die normale Fünfzahl dadurch erreicht wurde, daß der rechte und linke Arm durch Spaltung sich verdoppelte (Fig. 107).

Diese Tatsachen deuten darauf hin, daß die fünfstrahlige Radiärsymmetrie der Echinodermen im Anschlusse an die sedentäre Lebensweise allmählich aus ursprünglicher Bilateralität hervorgebildet wurde. Es ist nicht zu bezweifeln, daß die Stachelhäuter von bilateral-gebauten Ahnenformen abzuleiten sind. Dafür spricht auch der Umstand, daß die Tornaria-ähnlichen pelagischen Larvenformen dieser Gruppe gleich Wurmlarven bilateralen Bau erkennen lassen.

Wenn wir so bei den ursprünglicheren und häufig gestielt festsitzenden Formen dieses Tierkreises die allmähliche Fixierung radiärer Symmetrie erkennen, so zeigen die sekundär zu freier, kriechender Lebensweise zurückgekehrten Eleutherozoa eine gewisse Neigung, diese fünfstrahlige Symmetrie wieder aufzugeben. Den irregulären Seeigeln und den Seegurken wird eine neue, nicht auf die ursprünglich in den Larven erkennbare Bilateralität zu beziehende Medianebene induziert, welche in der Anordnung der fünf Radien in einem Trivium und Bivium zum Ausdruck kommt.

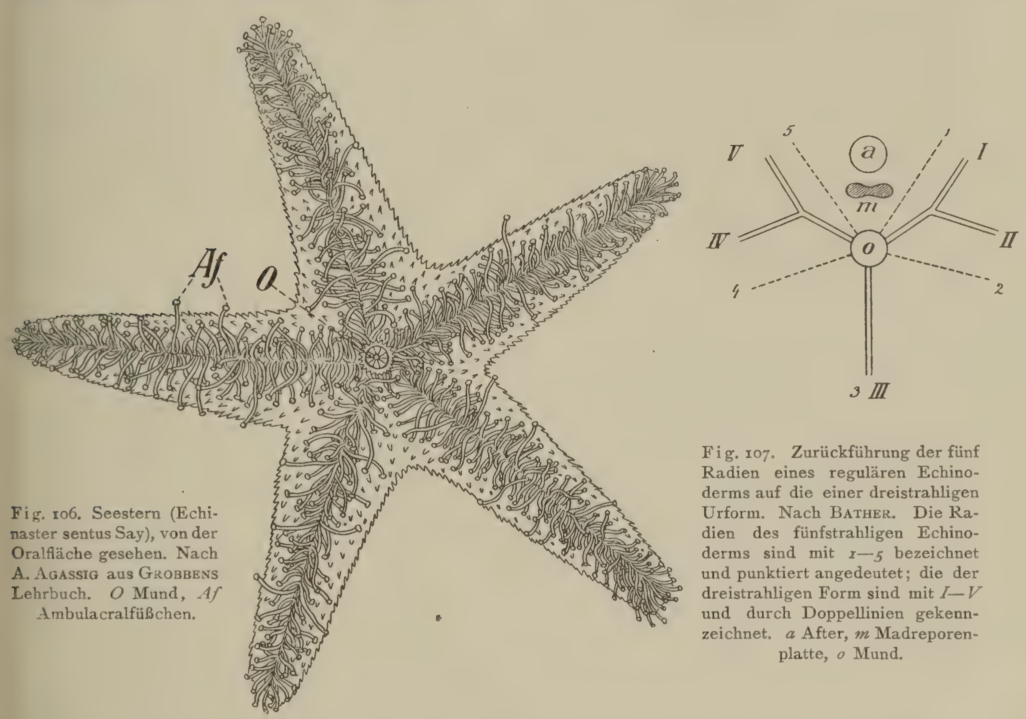


Fig. 106. Seestern (Echinaster sentus Say), von der Oralfläche gesehen. Nach A. Agassig aus Grobbens Lehrbuch. *O* Mund, *Af* Ambulacralfüßchen.

Fig. 107. Zurückführung der fünf Radien eines regulären Echinoderms auf die einer dreistrahligen Urform. Nach Bather. Die Radien des fünfstrahligen Echinoderms sind mit *1—5* bezeichnet und punktiert angedeutet; die der dreistrahligen Form sind mit *I—V* und durch Doppellinien gekennzeichnet. *a* After, *m* Madreporenplatte, *o* Mund.

Ihren Namen verdanken die Stachelhäuter dem Besitze eines im Bindegewebe, vor allem im mesodermalen Lederhautgewebe sich entwickelnden, häufig aus dichtgefügten Kalkplatten zusammengesetzten und mit beweglichen Stacheln bewehrten Skelettes. Typisch ist der feinere, an mikroskopischen Durchschnitten sich enthüllende Bau dieser Kalkteile, welche aus netzartig verbundenen Balken zusammengesetzt sind (Fig. 108). Ursprünglich werden diese Kalknetze durch Verwachsung kleiner dreistrahliger, wohl immer (Théel, Woodland) intracellulär entstandener Sklerite gebildet. Während in der lederartigen, von den Ostasiaten als Leckerbissen und Aphrodisiacum hochgeschätzten Haut der Holothurien nur mikroskopische Kalkrädchen oder gegitterte Täfelchen gebildet werden, kommt es in den übrigen Gruppen der Echinodermen zur Entwicklung größerer, als Armglieder gegeneinander beweglicher Skelettstücke oder zur Ausbildung eines festgefügten Plattenpanzers. Auf ihm finden sich als bewegliche Anhänge größere, auf geknöpften Gelenkflächen eingefügte Stacheln, kleinere zangenartige, zur Reinigung der Oberfläche, zum Teil auch Skelett.

als Giftapparate dienende Pedicellarien und die in versteckten Buchten geborgenen, glashellen Sphaeridien, Sinnesapparate von unbekannter Bedeutung.

Wir haben bereits früher angedeutet, daß die Hauptachse des fünfstrahligen Echinodermenkörpers vom Mundpole zum gegenüberliegenden Scheitelpol gezogen werden kann. Die fünf Radien ordnen sich seitlich um diese Hauptachse an oder man kann vielleicht das Verhältnis am besten derart ausdrücken, daß man sagt: bei einem Seesterne steht die Hauptachse in der Mitte des Sternes senkrecht auf der Fläche, in welcher die fünf Arme ausgebreitet sind. Mit dem Scheitelpole der Hauptachse waren die ursprünglichen Stachelhäuter an der Unterlage festgewachsen; hier entwickelt sich der vielen Crinoiden (Fig. 109) zukommende Anheftungsstiel. Der Körper der Echinodermen wird durch eine



Fig. 108. Netzförmige Kalkplatte aus einem Seestern. Nach LUDWIG.

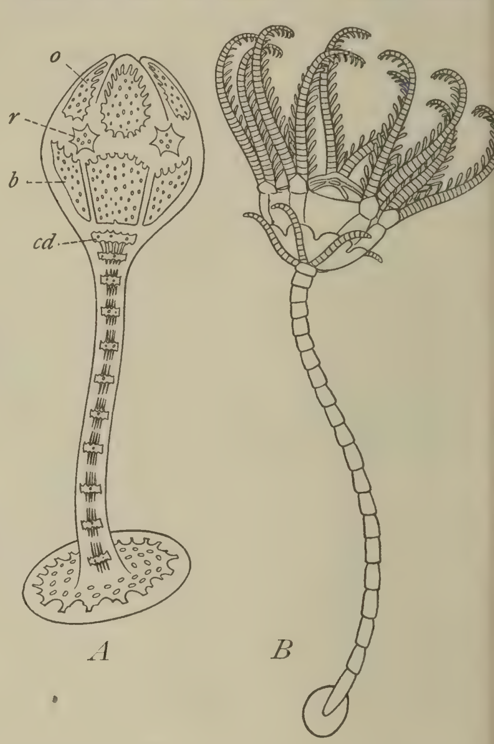


Fig. 109. Festsitzende, gestielte Entwicklungsstadien eines Haarsternes (Antedon). Nach THOMSON aus GROBBENS Lehrbuch. *A* jüngeres, sog. Cystideenstadium, *B* älteres, als „Pentacrinus europaeus" bezeichnetes Stadium. *b* Basalia, *cd* Centrodorsalplatte, *r* Radialia, *o* Oralia.

auf diese Hauptachse senkrecht stehende horizontale Ebene in zwei Hälften geteilt, von denen wir die den Mund aufnehmende als orale oder actinale, die gegenüberliegende als aborale oder abactinale Körperhälfte bezeichnen. Bei dem Seestern (Fig. 106) ist beispielsweise die orale Körperhälfte normalerweise der Unterlage zugewendet. Sie trägt den Mund und die Füßchenreihen. Der Rücken des Seesterns, seine aborale (abactinale) Fläche ist von einer lederartigen Haut bedeckt, in welcher sich die Madreporenplatte und die hier am Apicalpol gelegene Afteröffnung vorfinden. Bei den Seeigeln (Fig. 105) hat sich die actinale Zone mit den Füßchenreihen auf Kosten der abactinalen so sehr vergrößert, daß letztere nur durch eine kleine, die Afteröffnung umgebende Plattenzone repräsentiert ist.

Plattencyclen. Bei den Crinoiden ist die Grenze zwischen actinaler und abactinaler Körperhälfte durch die Insertionsstellen der Arme gegeben. Das Plattenskelett der meisten Echinodermen läßt sich auf ein gewisses Schema, auf bestimmte, pri-

mär angelegte Kalkplatten zurückführen, von deren Anordnung die jugendliche pentacrinus-ähnliche Antedonlarve (Fig. 109 A) uns eine Vorstellung gibt. Wir finden in der abactinalen Körperhälfte, die hier als Kelch (calyx) der Haarsterne bezeichnet wird, zunächst an der Insertionsstelle des Stieles eine Zentralplatte *(cd)*. An sie schließen sich fünf interradial gelegene Platten an, welche als Basalia *(b)* bezeichnet werden. Ein Kranz von weiteren fünf Platten zeigt radiale Anordnung (Radialia *r*). Das primäre Plattenskelett der actinalen Körperhälfte ist aus fünf interradial gelegenen Oralplatten *(o)* zusammengesetzt, während in den Seesternlarven in dieser Region gewöhnlich fünf radiale Platten angelegt werden, welche, als Terminalia bezeichnet, sich später an den Spitzen der Arme, das unpaare Primärfüßchen tragend, vorfinden. Die Abweichungen, welche das Skelett der rezenten Echinodermen von diesem Primärschema der Plattenanordnung erkennen läßt, sind mannigfaltige. Es wird durch neu hinzukommende perisomatische Plattensysteme in verschiedenartiger Weise ergänzt. Es finden sich dann die Oralplatten in der Nähe des Mundes (Oralplatten der Ophiuriden, Odontophor der Asteroiden), die Zyklen der abactinalen Körperhälfte (Basalia, Radialia) in der Umgegend des apicalen Körperpoles gruppiert, während an den Seiten des Körpers die zwischen dem apicalen und oralen System gelegene Zone von neu hinzugebildeten Plattenreihen eingenommen ist.

Die fünfstrahlige Radiärsymmetrie der Echinodermen ist keine vollkommene. Wir erkennen schon bei äußerlicher Betrachtung, daß in vielen Fällen die Afteröffnung nicht den apicalen Pol einnimmt, sondern in einem Interradius gelegen ist. Ebenso ist die Ausmündungsstelle des Ambulacralgefäßsystems, welche durch eine siebartig durchlöcherte Platte, die sog. Madreporenplatte, gekennzeichnet ist, in einem Interradius gelagert. Wenngleich die Interradien des Afters und des Madreporiten in vielen Fällen nicht zusammenfallen, so werden wir doch annehmen dürfen, daß beide Bildungen ursprünglich ein und demselben Interradius angehörten (Fig. 107, 110). Wir wollen diesen Interradius mit Rücksicht auf gewisse Entwicklungsformen (Fig. 111) als vorderen Interradius bezeichnen. Orientieren wir ein Echinoderm derart, daß wir seine Mundseite (orale oder actinale Fläche) betrachten und daß — wie dies in Fig. 111 dargestellt ist — der Interradius des Madreporiten (bei ×) nach vorn (in der Zeichnung nach oben) gerichtet ist, so werden die einzelnen Radien von diesem Interradius beginnend und in der Richtung des Uhrzeigers fortschreitend mit den Zahlen 1, 2, 3, 4 und 5 bezeichnet. Eine Ebene, welche durch den Interradius der Madreporenplatte und des Afters (den vorderen Interradius) und durch den nach hinten gerichteten unpaaren Radius 3 gelegt wird, kann sonach als Medianebene des Echinoderms betrachtet werden (vgl. auch Fig. 107 und 110). In jenen zahlreichen Fällen, in denen der After sekundär aus dem vorderen Interradius nach einer anderen Stelle verlagert wird, wird die Medianebene nur noch durch die Lage des Madreporiten gekennzeichnet. Es muß hervorgehoben werden, daß diese für das ausgebildete Echinoderm festzuhaltende Medianebene nicht mit der für die bilateralsymmetrischen Larvenformen geltenden zusammenfällt, wie wir sofort erkennen werden.

Medianebene des Echinoderms.

Darm.

Der Darm der Echinodermen, fast völlig aus dem entodermalen Urdarm hervorgegangen und meist nur undeutlich in einzelne Abschnitte gegliedert, beschreibt bei den ursprünglicheren Formen eine horizontale flache Spiraltour (Fig. 112). Betrachten wir eine Antedonlarve von der Mundseite (Fig. 110), so erkennen wir, daß der Darm, von der Mundöffnung beginnend, im Körperinnern eine fast vollkommene Zirkeltour im Sinne des Uhrzeigers beschreibt, bis er im vorderen Interradius (Interradius 5—1) aber dem Radius 5 genähert nach außen mit dem After mündet. Der Darm befindet sich in einem echten Coelom und ist durch ein horizontal verlaufendes Mesenterium (Fig. 112 *ms*) an der Leibeswand befestigt. Dies Mesenterium teilt die Leibeshöhle in eine actinale und eine abactinale Hälfte. Für die Zurückführung des Baues der Echinodermen auf den der bilateral-symmetrischen Larve ist von Wichtigkeit, im Auge zu behalten, daß das erwähnte horizontale Mesenterium aus dem in der Medianebene der Larve gelegenen dorsoventralen Mesenterium hervorgegangen ist. Und zwar entwickelt sich die actinale oder orale Partie der Leibeshöhle aus dem linken Coleomsack der Larve (dem linken Rumpfcoelom oder linken hinteren Enterocoel der Autoren Fig. 121 *ls*), während das abactinale Kompartiment der Leibeshöhle dem rechten Coelomsack der Larve, genauer gesprochen, dem rechten Rumpfcoelom (rechten, hinteren Enterocoel der Autoren Fig. 121 *rs*) entstammt. Dem entsprechend entwickeln sich die fünf Oralplatten, wie auch die Terminalia im Umkreise des ursprünglich linken Coelomsackes; die ganze Anlage des abactinalen Plattensystems dagegen geht aus der Wand des ursprünglich rechten Coelomsackes hervor.

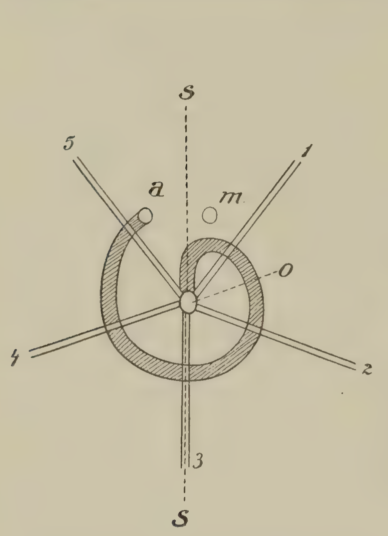


Fig. 110. Verlauf des Darmkanals in der Jugendform von Antedon. Schema im Anschlusse an Seeliger. *1—5* die fünf Radien, *a* After, *m* Primärporus des Ambulacralsystems, *o* Mund, *s—s* Median- oder Sagittalebene.

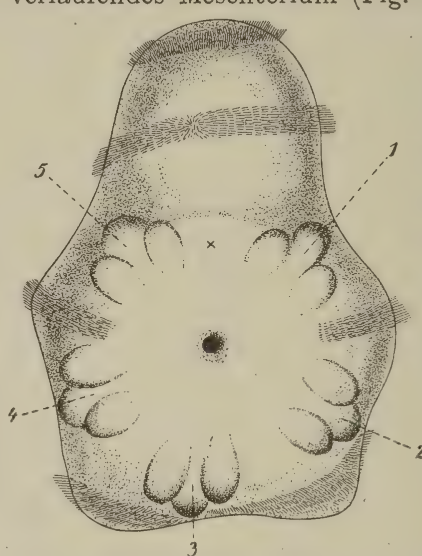


Fig. 111. Entwicklungsstadium eines jungen Schlangensterns (Ophiura brevispina). Nach Caswell Grave. Die fünf Radien *1—5* sind durch eine dreilappige Figur (die drei ersten Füßchenanlagen) gekennzeichnet. In der Mitte der Mund. Bei × die Lage der Mündung des Ambulacralgefäßsystems angedeutet.

Ambulacralsystem.

Im übrigen ist auch die ganze Anordnung der inneren Organe der Echinodermen stark von der fünfstrahligen Radiärsymmetrie des Körpers beeinflußt. Wir betrachten hier zunächst nur ein Organsystem des Körpers der Stachelhäuter, welches als für diese Gruppe besonders typisch erachtet werden kann. Wir meinen jenes System, welches die älteren Autoren als Wassergefäßsystem bezeich-

ieten und welches derzeit meist den Namen „Ambulacralgefäßsystem" führt, da es mit den Lokomotionsorganen in innigster Beziehung steht. Es handelt sich um ein System von Kanälen, welche von einer reichlich mit Seewasser durchsetzten, blutähnlichen Flüssigkeit erfüllt sind, die zur Schwellung der hohlen Füßchen verwendet wird. Als Zentralteil dient ein den Oesophagus umziehender Ringkanal (Fig. 113 *r*), von welchem fünf, den Radien folgende Radiärgefäße (*r'*) ausgehen, welche an die einzelnen Füßchen Seitenästchen *(f)* abgeben. Vom Ringkanal zieht im Interradius 5—1 ein mit Kalkkonkrementen in seiner gefältelten Wand versehener Kanal (der sog. Steinkanal, canal aquifère *st*) zur Madreporenplatte *(m)*. Durch letztere wird Seewasser dem Inhalte des

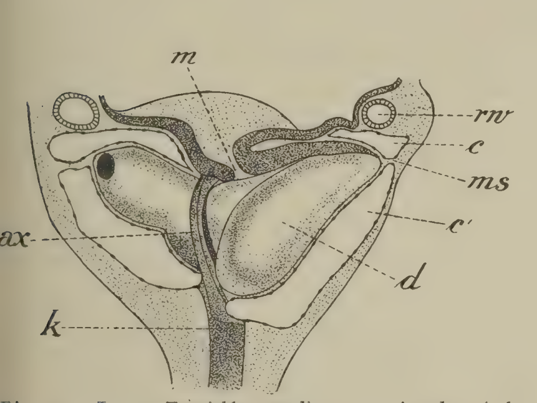


Fig. 112. Junges Entwicklungsstadium von Antedon (vgl. Fig. 109) in der Ansicht vom Radius *3* als durchsichtiges Objekt gezeichnet. Schematisch nach SEELIGER. *ax* Axialorgan, *c* aktinale Hälfte der Leibeshöhle, in der Larve linker Coelomsack, *c'* abaktinale Hälfte der Leibeshöhle, in der Larve rechter Coelomsack, *d* Darm, *k* Anlage des sog. gekammerten Organs, *m* Mund, *ms* Mesenterium, *rw* Ringgefäß des Ambulacralsystems.

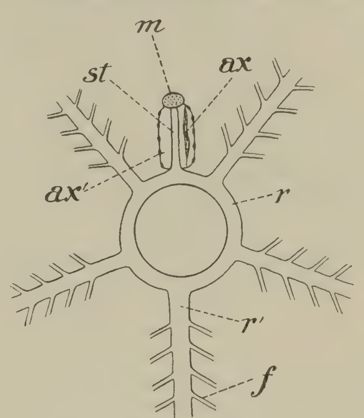


Fig. 113. Schematische Darstellung des Ambulacralgefäßsystems eines Seesterns. *ax* Axialorgan, *ax'* Axialsinus, *m* Madreporenplatte, *st* Steinkanal, *r* zirkumoraler Gefäßring, *r'* Radiärgefäß, *f* Seitenästchen des Radiärgefäßes, welche die Füßchen versorgen.

Ambulacralgefäßsystems zugeführt, welches in der siebartig durchbohrten Madreporenplatte, sowie im Steinkanal einer Art von Filtration unterworfen wird. Es ist von morphologischem Interesse, daß der Steinkanal bei manchen Echinodermen nicht direkt an die Madreporenplatte herantritt, sondern in eine unter dem Madreporiten gelegene Ampulle mündet.

Das ganze Ambulacralgefäßsystem ist ein selbständig gewordener Teil der Leibeshöhle und kann, wie wir später sehen werden, auf das umgewandelte linke Kragencoelom von Balanoglossus bezogen werden (vgl. *lh* in Fig. 121 D). Wie dort die Coelomräume durch besondere Poren nach außen münden, so ist auch die durch den Steinkanal vermittelte Ausmündung des Ambulacralgefäßsystems eine Einrichtung der gleichen Kategorie. Die Anlage des Ambulacralgefäßsystems in den Jugendzuständen der Echinodermen wird als Hydrocoel bezeichnet. Seine Ausmündungsstelle ist dem linken Eichelporus von Balanoglossus gleichwertig zu erachten.

Der Steinkanal ist von einem drüsigen Organ begleitet, dem sog. Axialorgan (Fig. 113 *ax*), welches entwicklungsgeschichtlich zur Ausbildung der Geschlechtsorgane in Beziehung steht. Es findet sich, wie auch der Steinkanal, in

einem besonderen Kompartimente der Leibeshöhle (*ax'*), dem sog. Axialsinus, welcher auf das umgewandelte vorderste Coelombläschen der Larve (dem Eichelcoelom von Balanoglossus vergleichbar) zurückzuführen ist (Fig. 121 C u. D *la*).

Coelom. Wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich ist, ist das Coelomsystem der Echinodermen von besonderer Komplikation. Wir haben bisher kennen gelernt: den actinalen und den abactinalen Coelomraum, beide ursprünglich durch das erwähnte horizontale Mesenterium voneinander getrennt; ferner das aus dem Hydrocoel hervorgegangene Wassergefäßsystem, die Ampulle unter der Madreporenplatte und den Axialsinus. Wir haben noch zwei von dem actinalen Coelomkompartiment sich absondernde Teile der Leibeshöhle anzuführen: den sog. Peribuccalsinus und das System der sog. Pseudohaemalkanäle.

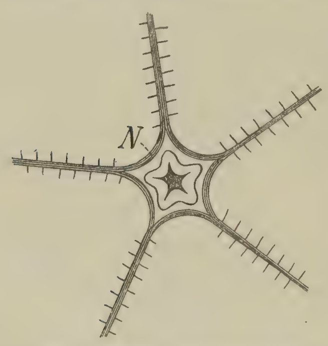


Fig. 114. Schema des Nervensystems eines Seesterns. Aus GROBBENS Lehrbuch. *N* Nervenring, welcher die fünf radialen Zentren verbindet.

Der Peribuccalsinus, auch als orales Coelom bezeichnet, umgibt den vordersten Abschnitt des Darmkanals. Er bildet sonach einen ringförmigen Hohlraum in der Umgebung der Mundöffnung. Von dem actinalen Coelom oft nur undeutlich abgegrenzt, erscheint er doch in manchen Gruppen als schärfer begrenzter Hohlraum. So bei den regulären Echiniden, bei denen er den als Laterne des Aristoteles bezeichneten Kauapparat in sich aufnimmt.

Nervensystem. Die Besprechung der Pseudohaemalkanäle (Subneuralkanäle) erfordert eine Orientierung über die Lage des Nervensystems der Stachelhäuter. Bei den Crinoiden und den Asteriden liegt es oberflächlich im Epithel des Körpers. Es finden sich hier fünf radial verlaufende (in der Haut der Füßchenrinnen gelegene) Hauptnervenstämme (Fig. 114), welche in der Umgebung des Mundes zu einem fünfeckigen Nervenring *(N)* zusammentreten. Bei den Schlangensternen, den Seeigeln und den Holothurien hat das Nervensystem im wesentlichen dieselbe Konfiguration. Nur ist es hier durch röhrenartige Einstülpung mehr nach innen versenkt. Die bei diesem Versenkungsprozeß gebildeten, von Ektoderm ausgekleideten Röhren werden als Epineuralkanäle bezeichnet.

Da das Ambulacralgefäßsystem in gleicher Anordnung der Innenfläche der Leibeswand angefügt ist, so müßten wir erwarten, daß die hauptsächlichsten Kanäle des Ambulacralgefäßsystems die Hauptnervenzüge von innen dicht berühren. Zwischen beiden ist aber das System der sog. Pseudohaemalkanäle (Subneuralkanäle) eingefügt, welche — wie die Entwicklungsgeschichte lehrt — als ein Derivat des aktinalen Leibeshöhlenkompartiments zu betrachten sind.

Abgesehen von all diesen Kanälen kommt den Echinodermen auch ein echtes geschlossenes Blutgefäßsystem zu, ein System von wandungslosen Lacunen, im Bindegewebe entwickelt, ohne Herz und ohne eigentlichen Kreislauf. Bei den Echiniden und Holothurien ist es den Zootomen seit langem bekannt. Wir finden dort zwei den Darm begleitende Hauptgefäße, welche aus einem Lacunennetz der Darmwand gespeist werden und in einen den Schlund umkreisenden Gefäßring einmünden. Von letzterem werden fünf in den Radien

die Ambulacralgefäße begleitende Hauptstämme entsendet. Außerdem entspringt vom zirkumoralen Gefäßring ein das Axialorgan umspinnender Gefäßplexus, welcher abactinalwärts mit den Gefäßgeflechten der Gonaden zusammenhängt.

A. Crinoidea, Haarsterne oder Seelilien.

Wenn wir im vorhergehenden mehr ein allgemeines Schema des Baues der Echinodermen entworfen haben, so wollen wir, zu konkreterer Beschreibung rezenter Formen übergehend, zunächst die in spärlichen Vertretern erhaltenen Crinoiden ins Auge fassen. Die meisten Crinoiden (Armlilien) sind mittelst eines langen Stieles, der im Innern ein gegliedertes Kalkskelett birgt und häufig Rankenwirtel trägt, am Grunde des Meeres festgewachsen (Fig. 115). Indes ist gerade die am häufigsten studierte Form (Antedon bifida = Comatula mediterranea) nur in ihren Jugendstadien (Fig. 109) festgewachsen, während sie im ausgebildeten Zustande mit graziösen peitschenden Bewegungen ihrer gefiederten Arme umherschwimmt oder sich mit einem apicalen Rankenbüschel an Meerespflanzen festklammert. Der Körper der Crinoiden ist kelchförmig. Doch bezeichnet man meist die in den Stiel übergehende abactinale Körperhälfte als Calyx, während die abgeflachte actinale Körperhälfte als Kelchdecke beschrieben wird. Letztere trägt in ihrer Mitte die Mundöffnung (Fig. 115 *O*), in einem Interradius nicht selten auf schornsteinförmiger Erhebung den After (*A*). An der Grenze von Kelch und Kelchdecke entspringen fünf, häufig gegabelte oder dichotomisch verzweigte, gegliederte Arme, welche fiederförmig feinste Endausläufer, sog. Pinnulae tragen. Diese Pinnulae sind auch nur als Zweige der Arme, nicht als Bildungen besonderer Art zu betrachten. Über die Anordnung der Platten im Kelche jugendlicher Crinoiden haben wir oben (S. 303) kurz berichtet.

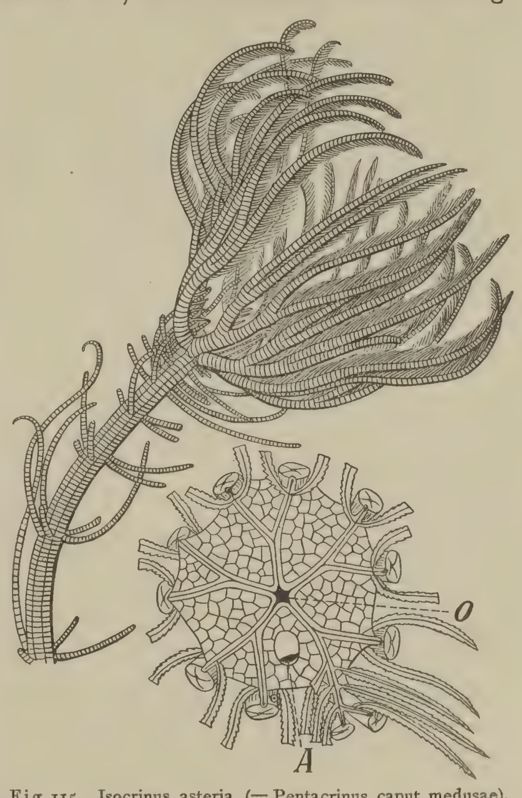


Fig. 115. Isocrinus asteria (= Pentacrinus caput medusae). Nach J. Müller aus Grobbens Lehrbuch. *O* Mund, *A* After an dem von der Oralfläche dargestellten Kelche.

Der Darm vollführt von der Mund- zur Afteröffnung die oben geschilderte Zirkeltour (Fig. 110). Die Nahrung wird dem Munde durch bewimperte Ambulacralfurchen zugeführt, welche vom Munde radialwärts ausstrahlend und sich verzweigend auf die Arme sich fortsetzen und in den Pinnulae enden. Diese

Ambulacralfurchen sind von Saumläppchen und kleinen tentakelförmigen, de Saugscheiben entbehrenden Füßchen begleitet.

Diesen Furchen entsprechen im Innern die Verzweigungen des Ambulacral gefäßsystems. Am circumoralen Ringe des Hydrocoels finden sich meist zahl reiche Steinkanäle, welche sich in das Coelom öffnen, während entsprechend ge lagerte Kelchporen, d.i. Durchbohrungen der Kelchdecke, den Verkehr mit den umgebenden Medium vermitteln.

In der Kelchachse, von der Darmspirale umkreist, findet sich das Axial organ (Fig. 112 *ax*), welches sich apicalwärts vom sog. gekammerten Orga (einem Derivat der abactinalen Coelomhälfte) umgeben in den Stiel fortsetzt Actinalwärts läuft das Axialorgan bei den Jugendformen in Stränge aus, welch sich als Genitalstränge in die Arme fortsetzen und in den Pinnulae reife Ge schlechtsprodukte erzeugen, die durch Platzen der Wand der Pinnulae, durc Entwicklung sekundärer Genitalöffnungen, nach außen gelangen. Man hat da Axialorgan mit seinen Verzweigungen einem Baume verglichen, welcher i seinen Endausläufern in den Pinnulae zur Fruktifikation gelangt.

B. Eleutherozoa.

Wir gehen hier zunächst von der Betrachtung eines Seesternes (Fig. 106 aus. Gegenüber dem kelchförmigen Bau der Crinoiden ist hervorzuheben, da die Hauptachse des Körpers eine Verkürzung erfahren hat, während sich de Körper mehr in der Fläche der Arme ausbreitet. Die Arme der Seesterne sin den Armen der Haarsterne vielleicht nicht vergleichbar. Man müßte, um sic das Verhältnis zurechtzulegen, annehmen, daß die Crinoidenarme verloren ge gangen sind und die Seesternarme als sekundäre Ausbuchtungen des Kelche entwickelt wurden, womit wir nicht andeuten wollen, daß wir dieser Vorstel lungsweise den Wert einer phylogenetischen Ableitung zugestehen.

Der in fünf Arme sich fortsetzende oder oft unter Verkürzung der Arme pen tagonal gestaltete Körper läßt eine actinale und eine abactinale Fläche erkennen Da die actinale Fläche beim Kriechen gegen die Unterlage gerichtet ist, so wird si auch häufig als Bauchseite bezeichnet. Sie trägt in der Mitte die Mundöffnung (Fig 106 *O*) und von dieser radiär ausstrahlend die fünf Füßchenalleen (*Af*), welche a der Spitze der Arme mit einem an der Basis des unpaaren Terminaltentakels ge legenen Auge enden. Dieses unpaare Primärfüßchen, welches ontogenetisch vo allen Füßchen zuerst angelegt wird, sitzt auf der sog. Terminalplatte des Arme

Die abactinale Körperfläche, der sog. Rücken des Seesternes, ist vo einer lederartigen Haut bedeckt; sie trägt im Interradius 5—1 die Madreporen platte und in ihrer Mitte subzentral die Afteröffnung. Genau genommen finde sich der After nicht am apicalen Pole, sondern etwas seitlich im Interradiu 4—5. Der kurze Darm zeigt nur in den jüngsten Entwicklungsstadien eine An deutung der oben geschilderten Spirale. Er ist sackförmig (*Mg*) und träg fünf Paare von Divertikeln (Fig. 116 *Db*), welche sich in die Arme erstrecke

Die Genitalorgane finden sich in der Form interradial gelagerter Büsch (Fig. 116 *G*). Gewöhnlich ist in jedem Interradius ein Paar solcher Bündel ge

legen. Sie münden in der abactinalen Körperwand nach außen und zeigen eine ähnliche Beziehung zum Axialorgan, wie wir sie bei den Crinoiden vorfanden. Das Axialorgan, mit dem Steinkanal (*St*) in einem besonderen Leibeshöhlenkompartiment (*As*) gelegen (vgl. oben S. 305), setzt sich an der Innenfläche der abactinalen Körperwand in einen den apicalen Pol umziehenden ringförmigen Strang (*Rs*) fort, welcher interradiale Fortsätze (Rs_1) entsendet, die von einer wahrscheinlich nicht dem Axialsinus, sondern dem linken Somatocoel entstammenden Hülle umgeben an die Genitalbüschel herantreten. Es können sonach auch hier die Gonaden als die fruktifizierenden Endausläufer des genannten Strangsystemes betrachtet werden.

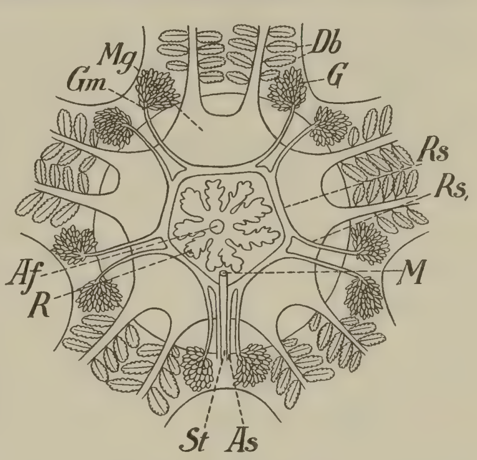


Fig. 116. Genitalorgane und zentraler Teil des Darmes eines Seesterns. Schematisch nach LANG aus GROBBENS Lehrbuch. *G* Genitaldrüsen, *Gm* Ausmündungsstelle derselben, *As* Achsensinus (vgl. Fig. 113), *Rs* apikaler Ringsinus mit dem Genitalstrang, Rs_1 radiäre Fortsetzungen desselben zu den Genitaldrüsen, *St* Steinkanal, *M* Madreporenöffnung, *Mg* Magen, *Db* radiäre Blindsäcke desselben, *R* Rektaldivertikel, *Af* After.

Von der Form des Seesternes (Fig. 106) können wir die des Seeigels (Fig. 105) ableiten, wenn wir uns vorstellen, daß die Arme immer mehr verkürzt und schließlich vollständig in den Körper zurückgezogen wurden, während gleichzeitig sich die aktinale Körperhälfte auf Kosten der abaktinalen vergrößerte. Die letztere zieht sich dann zu einem kleinen, am Scheitel des Seeigels gelegenen Felde zusammen, in welchem sich subzentral im Radius 4 die Afteröffnung vorfindet. So ist es zu erklären, daß die Füßchenreihen in Halbmeridianen von der Mundöffnung bis nahe zur Afteröffnung heranreichen, und daß die Terminalplatten (hier als Ocellarplatten bezeichnet) den Kranz der Basalia, welche hier Genitalplatten genannt werden und das Analfeld umgrenzen, direkt berühren.

Die Körperform der Holothurien läßt sich unschwer auf die des Seeigels zurückführen, wenn wir annehmen, daß die vom Mund zum After ziehende Körperlängsachse eine erhebliche Streckung erfuhr, und daß die Platten des Hautpanzers, den Lederigeln (Echinothuriidae) vergleichbar, gegeneinander beweglich wurden und schließlich der Rückbildung anheimfielen, woraus die nur mit kleineren Kalkkörperchen durchsetzte Lederhaut der Seegurken resultierte.

Wenn wir so die Form des Seeigels und der Seewalze von den Seesternen ableiten, so ist darunter nicht etwa eine stammesgeschichtliche Herleitung zu verstehen. Es handelt sich uns nur um eine völlig ideelle Zurückführung, durch welche die Homologien in den einzelnen Kreisen der Echinodermen zum Ausdruck gebracht werden sollen. Die einzelnen Stämme dieser Gruppe haben sich vermutlich frühzeitig, von cystoideenähnlichen Urformen ausgehend, voneinander gesondert.

Nur eins möchten wir bemerken. Gegenüber einer von manchen Seiten vertretenen Auffassung, derzufolge unter den jetzt lebenden Stachelhäutern die Holothurien eine besonders ursprüngliche Stellung einnehmen sollten, welche es

vielleicht gestattet, durch ihre Vermittlung die Echinodermen an Wurmformen (etwa an Gephyreen?) anzuschließen, möchten wir aussprechen, daß wir die Holothurien als sekundär vereinfachte Ausläufer der Echinodermengruppe betrachten. Wenn es auch auffallen muß, daß bei diesen Formen der primäre Steinkanal sowie der Genitalausführungsgang im dorsalen Mesenterium gelegen ist, daß hier eine einzige, nicht in einen Axialsinus aufgenommene Gonade sich findet, daß ein Axialorgan vermißt wird, so ergeben sich doch bei dem Versuche einer derartigen Ableitung der Echinodermen erhebliche Schwierigkeiten. Alles deutet darauf hin, daß die Stammform der Echinodermen eine gestielt festsitzende war und daß die radiärsymmetrische Körperbildung im Anschlusse an die sedentäre Lebensweise erworben wurde. Unter diesem Gesichtspunkte muß uns die wurmähnlich kriechende Bewegungsweise der Holothurien und die im Anschlusse hieran sich geltend machende stärkere Betonung der bilateralen Symmetrie nicht als ein ursprüngliches, sondern als ein nachträglich entstandenes Merkmal erscheinen. Diese Tiere sind — wie wir meinen — nach vorübergehender Festsetzung sekundär zu den Lebensgewohnheiten ihrer wurmähnlichen Vorfahren zurückgekehrt.

C. Entwicklung der Echinodermen.

Einige Vorgänge der ersten Entwicklung der Echinodermen wurden bereits oben (S. 212) berührt. Wenn es sich damals um die Entwicklung des Darmkanals, um die Beziehungen des Blastoporus zu Mund- und Afteröffnung der Larve handelte, so müssen wir jetzt einige Vorgänge nachholen, welche das Bild der ersten Entwicklung der Stachelhäuter vervollständigen, wir meinen: die Mesenchymbildung und die Coelomentstehung.

Das kleine, mit feinen Dotterkörnern gleichmäßig durchsetzte Ei der Echinodermen entwickelt auf dem Wege einer totalen und eigentümlich regulären Dotterklüftung (sog. Radiärtypus der Furchung) eine kugelförmige Coeloblastula (Fig. 117 A), aus welcher durch Einstülpung eine Gastrula (B) entsteht. Die gallerterfüllte Furchungshöhle (primäre Leibeshöhle) wird durch den relativ kleinen Urdarm nicht völlig verdrängt. Indem in diesen Raum vom Scheitel des Urdarmes aus Zellen der Darmwand amoeboid einwandern (*ms*), kommt es zur Ausbildung eines Mesenchymgewebes, aus welchem das Bindegewebe, das Skelettgewebe und die Blutlacunen des ausgebildeten Tieres, aber nicht die Körpermuskeln hervorgehen. Oft setzt die Mesenchymbildung schon vor der Entwicklung der Urdarmeinstülpung ein, doch auch in diesem Falle vom vegetativen Pole aus erfolgend. Nur spärlich lauten einige Angaben, dahingehend, daß auch vom Ektoderm aus Mesenchym gebildet werden könne.

In der Regel wird der Blastoporus (Fig. 117 *bp*) nicht verschlossen. Aus ihm, dessen Lage uns ursprünglich den hinteren Pol der Primärachse kennzeichnet, geht die Afteröffnung der Larve hervor. Während der Urdarm sich streckt, krümmt er sich etwas nach der Seite (Fig. 117 C) und jene Seite, gegen die er sich biegt, kennzeichnet uns die spätere Ventralseite der Larve. Sein Vorderende deutet gegen eine inzwischen als Einsenkung des Ektoderms entstandene

Mundbucht (Fig. 118 A *m*). Bevor er aber mit dieser Mundbucht sich vereinigt, schnürt er von seinem Vorderende rechts und links je ein Säckchen (Fig. 118 A und D *c*) ab, welche als primäre Enterocoelsäckchen bezeichnet werden sollen.

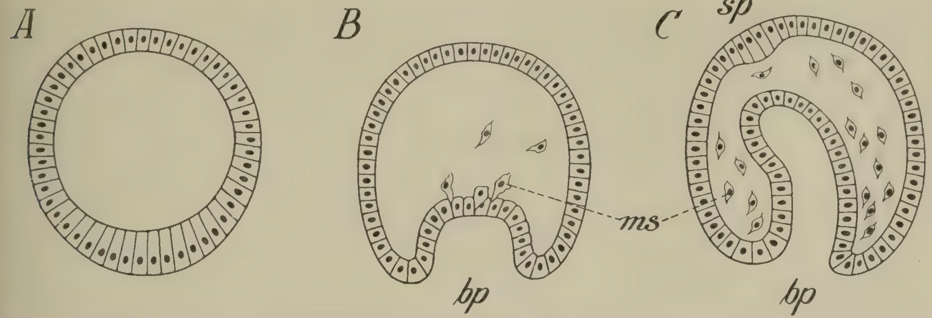


Fig. 117. *A* Blastula, *B* und *C* Gastrulastadien eines Echiniden, Fig. *C* in der Ansicht von der linken Körperseite. Schematisch. *bp* Blastoporus, *ms* Mesenchymzellen, *sp* Akron (Scheitelplatte).

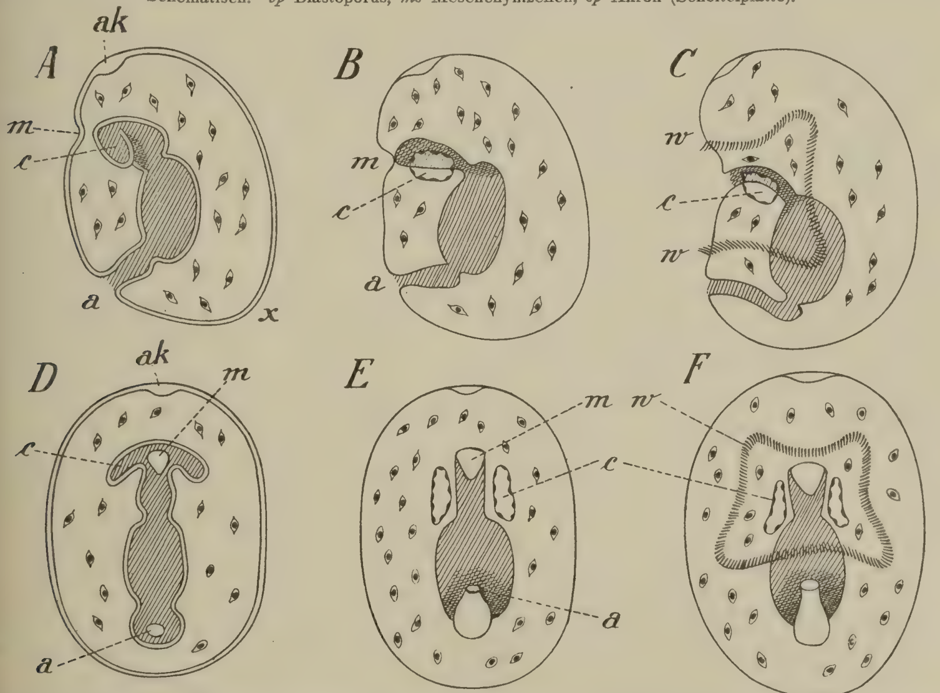


Fig. 118. Entwicklung der Echinodermenlarve. Schema. *A, B* und *C* Ansichten dreier aufeinander folgender Stadien von der linken Seite gesehen; *D, E* und *F* dieselben Stadien, von der Bauchseite gesehen. *a* After, *ak* Akron (Scheitelplatte), *c* primäres Enterocoelsäckchen, *m* Mund resp. Mundbucht, *w* Wimperschnur.

Inzwischen ist am vorderen Körperpole, doch etwas nach der Ventralseite verschoben, eine Ektodermverdickung aufgetreten, das sog. Akron, welches wir der Scheitelplatte der Trochophora und Tornaria gleichsetzen können (Fig. 117 C *sp*, 118 *ak*). Der Darmkanal gliedert sich nun durch auftretende Einschnürungen in drei Abschnitte: Oesophagus, Magen und Intestinum (Fig. 118); durch Vereinigung mit der Mundbucht wird er durchgängig und zur Nahrungsaufnahme geeignet. Auch der After (*a*) verändert seine Lage. Er rückt an der Ventralseite empor, wodurch der Enddarm in seiner Verlaufsrichtung gegen die

des Magens abgeknickt wird. Man könnte vielleicht diese Lageveränderung des Enddarms und der Afteröffnung am richtigsten dadurch erklären, daß man ein stärkeres Anwachsen der dorsalen hinteren Partien des Embryos (bei *x* in Fig. 118A) annimmt.

Es wird nun jene Partie der Ventralfläche, welche den Mund enthält, ein wenig nach innen eingebuchtet (Fig. 118 C) und dieses versenkte Mundfeld umgibt sich mit einer ungefähr trapezförmig gestalteten Wimperschnur (Fig. 118 C und F*w*). Wir können an ihr einen praeoralen, quer vor dem Munde verlaufenden Teil und einen etwas längeren hinter dem Munde querlaufenden postoralen Abschnitt und zwei Seitenabschnitte unterscheiden. Frühzeitig erscheinen schon die Ecken dieses umsäumten Mundfeldes ein wenig ausgebuchtet: die Vorderecken nach vorne, die Hinterecken nach hinten, und diese Buchten werden in der Folge immer stärker ausgebildet (Fig. 119 B, K, N).

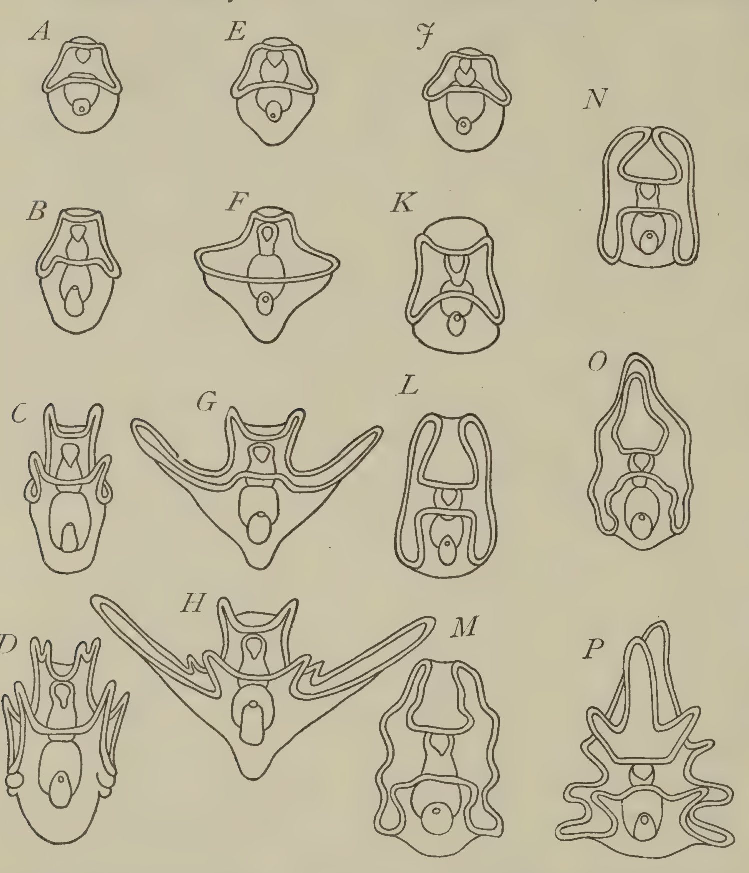


Fig. 119. Ableitung verschiedener Typen von Echinodermenlarven. Nach Joh. Müller aus Mortensen, Echinodermenlarven. Nord. Plankton. *D* Echinidenpluteus, *H* Ophiuridenpluteus, *M* Auricularia, *P* Bipinnaria. *A*, *E* und *J* Ausgangsstadien der Entwicklungsreihen; man vergleiche Fig. 118 *C* und *F*. *A*, *B*, *C* und *D* Entwicklungsreihe des Echinidenpluteus, *E*, *F*, *G* und *H* Entwicklungsreihe des Ophiuridenpluteus, *J*, *K*, *L* und *M* Entwicklungsreihe der Auricularia, *J*, *K*, *L*, *N*, *O* und *P* Entwicklungsreihe der Bipinnaria.

Überblicken wir in kurzem den Bau des so erreichten jungen Larvenstadiums (Fig. 118 C und F). Es hat im allgemeinen noch immer rundlich-elliptoidischen Körperumriß. Das Vorderende ist durch die Scheitelplatte, die wenig hervortritt und bald verschwindet, gekennzeichnet. An der Ventralseite finden wir das eingebuchtete umsäumte Mundfeld. Der Darm verläuft ventralwärts eingekrümmt und in drei Abschnitte gegliedert vom Munde zum After. Der Raum zwischen Darmwand und äußerer Haut ist von Mesenchym erfüllt. Zu beiden Seiten des Oesophagus finden sich die primären Enterocoelsäckchen.

Bei der Betrachtung der weiteren Entwicklung der Echinodermenlarven sind vor allem zwei Punkte ins Auge zu fassen:

1. die Veränderungen der äußeren Körpergestalt, welche von der Umbildung der Wimperschnur, von ihren mannigfaltigen Lappen- und Fortsatzbildungen abhängig sind, und
2. die Weiterentwicklung der Enterocoelsäckchen im Inneren.

Typen der Echinodermenlarven.

Bekannt sind die verschiedenen Formen der Echinodermenlarven, welche als Pluteus (Fig. 119 D und H), Auricularia (M), Bipinnaria (P) und Brachiolaria unterschieden werden. Fig. 119 mag dem Leser eine Vorstellung davon übermitteln, wie sich diese verschiedenen Typen aus dem oben gekennzeichneten Anfangsstadium hervorbilden. Während Fig. 119 D und H zwei verschiedene Pluteustypen (Echinidenpluteus und Ophiuridenpluteus) darstellen, liefert Fig. 119 M ein Bild der für die Holothurien charakteristischen Auricularia und Fig. 119 P ein Schema der Bipinnaria der Asteriden, welcher sich auch die Brachiolaria derselben Gruppe anschließt. Während bei den Pluteusformen längere, durch Kalkstäbe gestützte Arme zur Entwicklung kommen, werden in der Auricularia und Bipinnaria kürzere ohrförmige Lappen der Wimperschnur entwickelt. Wir wollen hier nur kurz bei der Hervorbildung der Gestalt der Auricularia und der Bipinnaria verweilen. Fig. 119 I, K, L und M zeigt verschiedene Stadien der Auricularia. Wir erkennen, daß es sich um stärkere Akzentuierung der oben erwähnten, die Ecken der trapezförmigen Wimperschnur einnehmenden Buchten handelt, während in den longitudinal verlaufenden Partien des Wimpersaumes (Fig. 119 M) durch welligen Verlauf die ohrförmigen Lappen der Auricularia hervorgebildet werden. Die beiden nach vorne ziehenden Buchten des umsäumten Mundfeldes nähern sich immer mehr der Gegend, in welcher die Scheitelplatte gelegen war. Sie begrenzen auf diese Weise ein vor dem Munde zur Ausbildung kommendes Frontalfeld (Fig. 119 L und N). Wenn diese beiden Buchten sich miteinander vereinigen, so wird das Frontalfeld vollkommen aus dem Zusammenhang mit den übrigen Teilen der Wimperschnur ausgeschaltet und dieser Schritt führt zur Entwicklung der typischen Bipinnaria (O und P). Es werden auf diese Weise Verhältnisse der Wimperschnur entwickelt, welche in auffallender Weise an die Tornaria der Enteropneusten gemahnen. Die Beziehungen zwischen der Körperform der Auricularia, Bipinnaria und Tornaria sind durch Fig. 120 verdeutlicht.

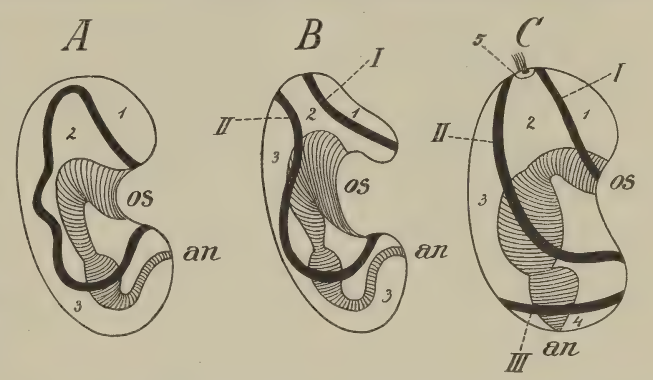


Fig. 120. *A* Auricularia (vgl. Fig. 119 *M*), *B* Bipinnaria (vgl. Fig. 119 *O*), *C* Tornaria (vgl. Fig. 103). Schemen nach Lang. Ansicht von der rechten Körperseite. *1* Scheitelfeld, *2* Mundfeld, *3* Dorsalfeld, 4 Analfeld. *I* praeorale, *II* longitudinale, *III* circumanale Wimperschnur, *5* Scheitelplatte, *os* Mund, *an* After.

Coelom-entwicklung.

Wir fanden in der jungen Larve zwei Coelomsäckchen zu den Seiten des Oesophagus (Fig. 118 C und F *c*). Diese strecken sich nach hinten und schnüren zwei neben dem Magen gelegene Säckchen (Fig. 121 A, B *ls*, *rs*) ab. Wir haben dann zwei Paare von Säckchen. Das vordere Paar (vorderes Enterocoel *lve*, *rve*) liegt neben dem Oesophagus, das hintere Paar, welches dem Magen seitlich angeschmiegt ist (*ls*, *rs*), wollen wir als Somatocoel bezeichnen, weil aus ihm die eigentliche Leibeshöhle des Echinoderms hervorgeht. Die Autoren bezeichnen es meist als hinteres Enterocoel. Das linke vordere Enterocoelsäckchen (Fig. 121 *lve*) entsendet nun einen kurzen Kanal (Porenkanal 121 B *po*) nach der Rückenwand und mündet mit einem meist ziemlich in der Medianlinie des Rükkens gelegenen Porus nach außen. Dieser Rückenporus oder Hydroporus ist als Anlage der ersten primären Durchbohrung der Madreporenplatte zu betrachten. Er entspricht vollständig dem Eichelporus der Tornaria (Fig. 103 *po*).

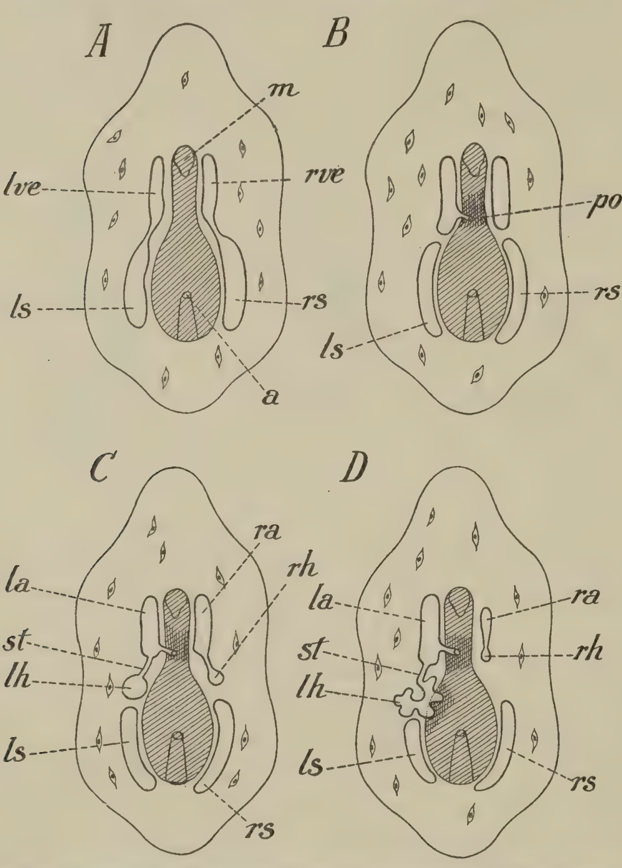


Fig. 121. Schema der Entwicklung der Coelomsäckchen in einer Echinodermenlarve. Ansicht vom Rücken. *a* After, *la* linkes Axocoel, *lh* linkes Hydrocoel, *ls* linkes Somatocoel, *lve* linkes vorderes Enterocoel, *m* Mund, *po* Rückenporus, *ra* rechtes Axocoel, *rh* rechtes Hydrocoel, *rs* rechtes Somatocoel, *rve* rechtes vorderes Enterocoel, *st* Steinkanal.

Bald sproßt aus dem linken vorderen Enterocoel nach hinten eine neue Knospe hervor (Fig. 121 C *lh*). Sie wird zur Hydrocoelanlage, d. h. zur Anlage des Ambulacralgefäßsystems. Frühzeitig nimmt sie hufeisenförmige Gestalt (Fig. 121 D *lh*) an und wenn das Hufeisen sich zu einem Ringe schließt, so ist der zircumorale Gefäßring gebildet. Man erkennt auch bald, daß von dem Hufeisen fünf Zipfel hervorwachsen, in denen wir die Anlage der Radiärkanäle des Ambulacralsystems zu erkennen haben. Die Verbindung, in welcher das Hydrocoelsäckchen mit dem linken vorderen Enterocoel steht, ist als Anlage des Steinkanals zu betrachten (Fig. 121 D *st*). Wir verstehen nun, warum der Steinkanal nicht direkt in der Madreporenplatte ausmündet, sondern vielfach in eine unter dieser Platte gelegene Ampulle. Offenbar haben wir in dieser Ampulle einen Rest des linken vorderen Enterocoelsäckchens (*la*) zu erblicken. Aber aus

diesem Säckchen geht überdies noch der Axialsinus hervor. Wir wollen es von dem Momente an, da sich das Hydrocoelsäckchen von ihm abtrennte, als Axocoelsäckchen bezeichnen.

Die gleichen Umwandlungen erfährt wenig später das rechte vordere Enterocoelsäckchen. Auch dieses wird in ein rechtes Hydrocoel (Fig. 121 D *rh*) und rechtes Axocoel (*ra*) gesondert. Doch haben diese Bildungen mehr rudimentären Charakter und scheinen bald zu verschwinden, ohne daß bestimmte Teile des ausgebildeten Echinoderms aus ihnen hervorgingen. Vielleicht könnte man eine von Bury bei Echinidenlarven beobachtete, kleine kontraktile pulsierende Blase, welche dem Porenkanal anliegt und dem „Herzen" der Tornaria homolog scheint, in irgendeiner Weise auf sie beziehen.

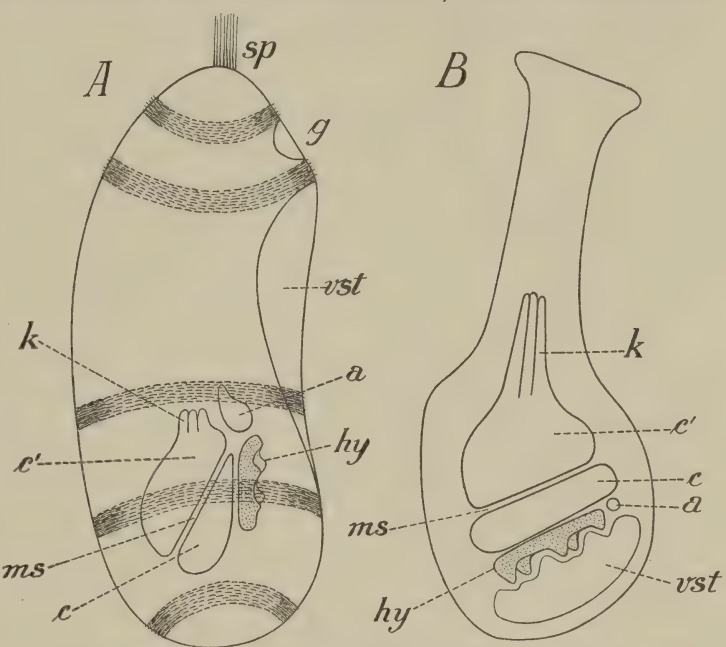


Fig. 122. Zwei Entwicklungsstadien von Antedon bifida (Comatula mediterranea). *A* freischwimmende Larve, *B* festgesetztes Stadium (vgl. Fig. 109 und 112). Schemata nach SEELIGER. *a* Axocoel (später mehr verschwindend und vermutlich mit *c* verschmelzend), *c* aktinales, ursprünglich linkes Somatocoel, *c'* abaktinales, ursprünglich rechtes Somatocoel, *g* Anheftungsgrübchen, *hy* Hydrocoel, *k* Anlage des sog. gekammerten Organs, *ms* Anlage des horizontalen Mesenteriums, *sp* Scheitelplatte mit Wimperschopf, *vst* sog. Vestibulum, ein praeoraler Hohlraum von vorübergehender Bedeutung. Der Darmkanal ist im Inneren des Komplexes der Coelomräume gelegen. Er ist in der Abbildung nicht angegeben.

Wenn wir Fig. 121 C betrachten, so erkennen wir, daß die Coelomanlage der Echinodermenlarve aus drei hintereinander liegenden Paaren von Säckchen besteht, welche wir als Axocoel (*la*, *ra*), Hydrocoel (*lh*, *rh*) und Somatocoel (*ls*, *rs*) bezeichnen. Das linke Axocoel mündet durch den Porenkanal dorsalwärts aus. Das linke Hydrocoel ist dem linken Axocoel durch den Steinkanal (*st*) verbunden. Die beiden Somatocoele umgreifen den Magen. Würden sie ihn völlig umwachsen, so müßte ein in der Medianebene gelegenes Mesenterium zur Ausbildung kommen.

Die Metamorphose, durch welche die Echinodermenlarve in die ausgebildete Form übergeführt wird, ist ungemein verwickelt, und wir können sie hier nur in den allgemeinsten Zügen andeuten. Die Auricularia geht in die junge Holothurie durch Vermittlung eines tönnchenförmigen Zwischenstadiums über, in welchem die Wimperschnur sich in fünf zirkulär verlaufende Wimperzonen aufgelöst hat. Die gleichen fünf Wimpergürtel weist auch die einzige uns bekannte

Metamorphose.

Crinoidenlarve, die von Antedon (Comatula Fig. 122 A) auf. Es scheint überhaupt dem Zwischenstadium mit fünf Wimperzonen eine allgemeinere morphologische Bedeutung zuzukommen, als man bisher angenommen hat, da Caswell Grave auch bei Ophiuriden und Echiniden Stadien mit derartig angeordneten Wimperzonen aufgefunden hat (vgl. Fig. 111). Ohne auf diese Formen näher eingehen zu wollen, sei erwähnt, daß der Hydroporus regelmäßig hinter dem dritten Wimperreifen sich findet, während der Mund ursprünglich vor diesem gelegen zu sein scheint.

Die Entwicklung von Antedon (Comatula), durch die Untersuchungen von Bury und Seeliger genau festgestellt, aber ungemein kompliziert und schwer zu verstehen, kann als eine mehr abgekürzte Metamorphose betrachtet werden. Ein der Auricularia vergleichbares Larvenstadium fehlt hier. Die Larve kommt mund- und afterlos in dem Stadium mit fünf queren Wimperzonen aus dem Ei (Fig. 122 A). Am vorderen Pole findet sich eine mit Wimperschopf besetzte Scheitelplatte (*sp*) und neben ihr ventralwärts eine drüsige Anheftungsgrube (*g*), mit welcher das junge Wesen sich festsetzt. Die Bauchseite ist etwas eingebuchtet, die Rückenseite mehr gewölbt. Aus dem ganzen vorderen Teil der Larve geht der Stiel des festsitzenden pentacrinoiden Jugendzustandes (sog. Cystideenstadium der Comatula, Fig. 109 A) hervor. Wir sehen auch schon an der freischwimmenden Larve, daß die inneren Organe in den hinteren Körperabschnitt hinter dem dritten Wimperreifen verlagert sind (Fig. 122 A). Wir erkennen die Anlage des mit fünf Zipfeln versehenen Hydrocoelringes (*hy*). Er kennzeichnet uns die actinale Fläche dieses Innenkomplexes, in dessen Mitte später die Mundöffnung durchbricht. Dieser Komplex erleidet im Verlaufe der Metamorphose eine Rotation derart, daß seine actinale Fläche nach hinten gerückt und auf die Hauptachse senkrecht gestellt wird (Fig. 122 B).

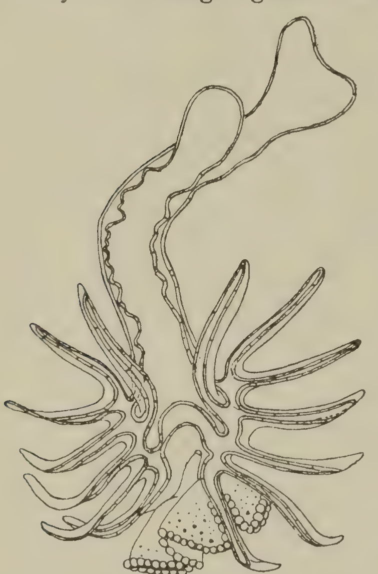


Fig. 123. Bipinnaria asterigera von Luidia sarsi Düb. et Kor. Nach JOH. MÜLLER (MORTENSEN) aus STEUERS Planktonkunde.

Während die junge Holothurie und das pentacrinoide Stadium von Comatula sich durch Umformung der Larvengestalt entwickeln, wird der junge Seestern nur aus einem hinten gelegenen Teil der Bipinnaria geformt, so daß man den Eindruck gewinnt, wie wenn das junge Echinoderm durch einen Knospungsprozeß aus der Larve hervorwüchse. Der Larvenkörper mit seinen Anhängen wird dann mehr und mehr rückgebildet und erhält sich an dem jungen Seestern noch eine Zeitlang in der Form eines Rudiments. Wir geben ein Bild der Bipinnaria asterigera (Larve von Luidia sarsi Fig. 123), aus welchem zu ersehen ist, daß der junge Stern dem Larvenrest gegenüber die gleichen Lagebeziehungen aufweist, wie in der festgesetzten Comatulalarve der Calyx zum Anheftungsstiel. Durch einen ganz ähnlichen Knospungsprozeß wachsen auch die jungen Seeigel und Schlangensterne aus den ihnen zukommenden Pluteuslarven hervor. An

der Metamorphose dieser Formen ist besonders bemerkenswert, daß die actinale Seite des jungen Echinoderms aus der linken Körperseite der Larve, die abaktinale Fläche aus der rechten Larvenhälfte hervorgeht. Wir sahen ja schon in Fig. 121 D, daß die Hydrocoelanlage linkerseits in der Form eines Hufeisens auftritt. Sie bildet gewissermaßen den Kristallisationskern, um den das neuanzulegende Echinoderm sich gruppiert. Wenn das Hufeisen sich zu einem Hydrocoelring geschlossen hat, so bricht in seiner Mitte die Mundöffnung des jungen Tieres durch. In vielen Fällen verfällt nämlich der Schlund der Larve einer Rückbildung, während der definitive Mund sekundär gebildet wird.

D. Zur Phylogenie der Echinodermen.

Wir sind durch die vorhergehenden Andeutungen den komplizierten Vorgängen der Metamorphose, durch welche das Echinoderm aus der bilateralsymmetrischen Larvenform herausgebildet wird, auch nicht annähernd gerecht geworden. Es hätte dies ein genaueres Eingehen auf die von einem Larventypus zum anderen variierenden Verhältnisse erfordert. Zur Vervollständigung dieses Bildes sei es gestattet, ein aus allen diesen Beobachtungen abstrahiertes Schema vorzuführen und dasselbe in die Sprache phylogenetischer Spekulationen zu kleiden. Die isolierte Stellung der Echinodermen, ihr von den übrigen Gruppen abweichender Bau und ihre eigenartige Ontogenese — alles deutet auf eine ungemein komplizierte Stammesgeschichte dieses Tierkreises. Vielfach wurde versucht, in die Rätsel dieser Vorgänge einzudringen. Die geistvollen Überlegungen Bütschlis, die Konstruktionen Semons und Haeckels, die auf die Kenntnis der anatomischen Verhältnisse sedentärer Anneliden sich stützenden Ausführungen Ed. Meyers seien hier genannt. Wir basieren im folgenden auf den ontogenetischen Ergebnissen Burys und Mac Brides und schließen uns in freierer Weise an Lang und Bather an.

Die hypothetische bilateralsymmetrische Stammform der Echinodermen mag als *Dipleurula* (Fig. 124 A) bezeichnet werden. Wir denken an ein würmchenähnlich kriechendes Wesen mit dreigliedrigem Darmkanal. Mund (*m*) und After (*an*) lagen an der Bauchseite, der Enddarm nach vorne gekrümmt. Das vordere Körperende war von einem Nervenzentrum (Scheitelplatte *sp*) eingenommen. Drei Paare von Coelomsäckchen (*ax*, *hy*, *ls*) begleiten seitlich den Darmkanal, in der Medianebene zur Bildung dorsoventraler Mesenterien zusammentretend. Wir bezeichnen diese Coelomsackpaare in der Reihenfolge von vorne nach hinten als Axocoel, Hydrocoel und Somatocoel. Die paarigen Axocoelsäckchen mündeten am Rücken des Tieres mit paarigen Rückenporen (*po*) nach außen und standen mit den folgenden Hydrocoelen durch einen Gang (Steinkanal *st*) in Verbindung. Dipleurula.

Es ist zu vermuten, daß die *Dipleurula* ein enteropneustenähnliches Wesen war. Wir würden dann das Axocoel dem Eichelcoelom, das Hydrocoel dem Kragencoelom, das Somatocoel dem Rumpfcoelom von Balanoglossus vergleichen, während der Rückenporus der Dipleurula dem Eichelporus der Tornaria zu homologisieren wäre. Ob die Dipleurula eine frei umherkriechende Form war oder wie Rhabdopleura in selbstgebauten Röhren wohnte, mag dahingestellt bleiben.

Umwandlungen der Dipleurula.

Der Übergang der Dipleurula zur festsitzenden Lebensweise erfolgte in der Weise, daß das Tierchen sich mit dem vorderen Körperende an der Unterlage festheftete (Fig. 124 B), während der hintere Körperabschnitt sich etwas von der Unterlage abhob. Der Kopflappen des Tieres wurde auf diese Weise zum Anheftungsstiel. Hierbei erfuhr das Axocoel eine Streckung. Aus ihm, und zwar aus dem linken Axocoelsäckchen geht der Axialsinus (*ax'*) und die Ampulle (*ax''*) unter der Madreporenplatte der ausgebildeten Form hervor.

Die erste Abweichung von der bilateralen Symmetrie der Dipleurula kam dadurch zustande, daß der Mund nach der linken Körperseite verschoben wurde (Fig. 124 B *m*). Er buchtete bei dieser Wanderung das linke Hydrocoelsäckchen ein, welches nun hufeisenförmig den Schlund umgab. Frühzeitig mögen im Umkreise des Mundes tentakeltragende Arme aufgetreten sein, ursprünglich vielleicht nur zwei oder drei, bald zur Fünfzahl übergehend (vgl. S. 300). Und zwar wurden die Radien 1 und 2 dorsalwärts, Radius 3 nach hinten, die Radien 4 und 5 nach der Ventralseite zu entwickelt. Der Interradius 5—1, welcher die Verwachsungsstelle des hufeisenförmigen Ambulacralgefäßringes in sich aufnahm, war nach vorne gerichtet. In diesen Interradius gelangen später der After und der Hydroporus.

Mit diesen Umbildungen, welche zu regerer organbildender Tätigkeit an der linken Körperseite Veranlassung gaben, steht in Zusammenhang die Rückbildung des rechtsseitigen Axocoels mit seinem Porenkanal und des rechten Hydrocoels. Inwieweit sich von diesen Bildungen Reste im Echinodermenkörper erhalten haben (vgl. oben S. 315), soll hier nicht näher erörtert werden. Wir werden sie in unseren weiteren Betrachtungen vernachlässigen.

Der nächste Schritt der Entwicklung war dadurch gekennzeichnet, daß der Körper sich in der Richtung der früheren Längsachse allmählich verkürzte (Fig. 124 C). Es war eine Tendenz maßgebend, die Organe um das durch den Mund gekennzeichnete organbildende Zentrum zu massieren. So gelangte der Darm zur charakteristischen Form einer dexiotropen Spirale, während der After (*an*) nach vorne verlagert wurde. Dieser spiraligen Einkrümmung des Darmkanals folgten auch die beiden Somatocoelsäcke (Fig. 124 B *ls*, *rs*) und das sie trennende dorsoventrale Mesenterium.

Ausbildung des festsitzenden Stadiums.

Als letzten Schritt in der fortschreitenden Umbildung der Dipleurula zum Echinoderm müssen wir bezeichnen eine Drehung des früheren hinteren Körperabschnittes um 90°, wobei die frühere Hauptachse (*v*—*h* in Fig. 124 C) als Drehungsachse fungierte. Infolge dieser Drehung kam alles, was früher an der linken Körperseite gelegen war, nach oben, was früher rechts lag, nach unten. Nun liegt der Mund dem Anheftungspole gegenüber (Fig. 124 D). Der linke Somatocoelsack ist zum Coelom der actinalen Körperhälfte (*ls*) geworden, während sich der ursprünglich rechte Somatocoelsack (*rs*) in das Coelom der abactinalen Seite umwandelt. Das beide trennende ursprünglich dorsoventrale Mesenterium (*ms*) ist nun zu einer horizontalen Scheidewand geworden. Im Umkreise des actinalen Coelomsackes (des ursprünglich linken Somatocoels) entwickeln sich die Platten der Kelchdecke (die Oralplatten), während die Platten-

zyklen des apicalen Systems in der Umgebung des abactinalen Coelomsackes (des ursprünglich rechten Somatocoels) gebildet werden.

Der Axialsinus gelangt im Verlaufe dieser Umbildungen immer mehr in die Körperachse. Wir haben noch nicht von der Entstehung des im Axialsinus sich

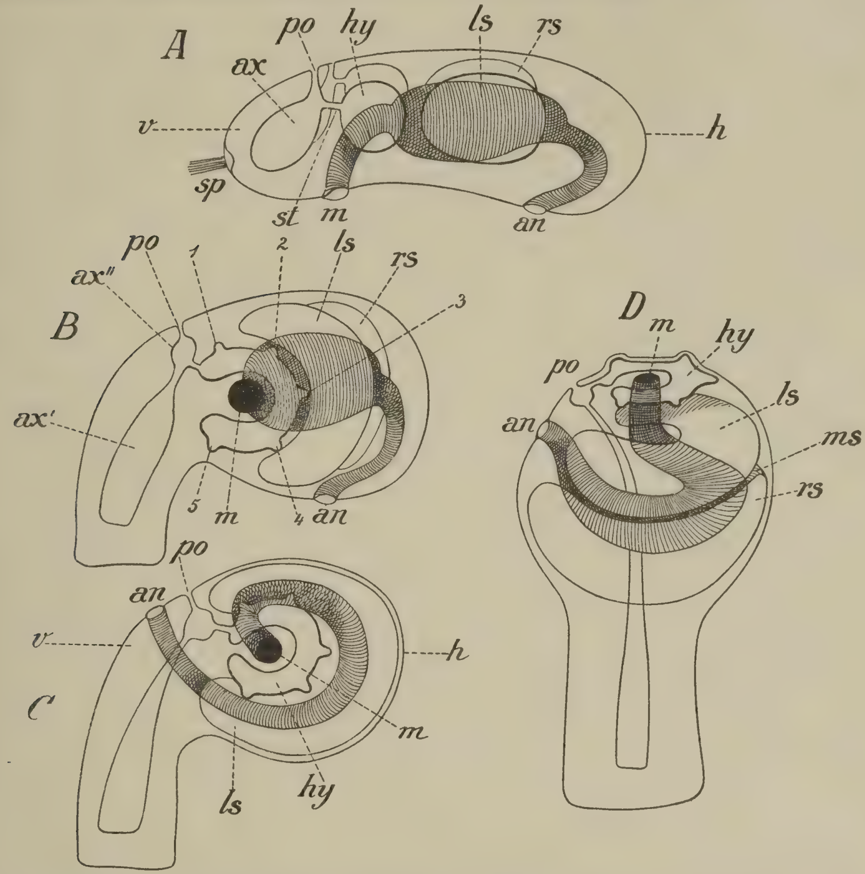


Fig. 124. Schemen zur Verdeutlichung unserer Vorstellungen bezüglich der Phylogenie der Echinodermen (im Anschlusse an BATHER). Da diese Schemen den verschiedenen Entwicklungszuständen der Echinodermen nachgebildet sind, so können sie auch (mit gewissen, leicht vorzunehmenden Modifikationen) zur Verdeutlichung der Vorgänge während der Metamorphose der Echinodermenlarven dienen. *A* sog. Dipleurula, ungefähr den Verhältnissen von Fig. 121 *C* sich anlehnend, *B* und *C* Umwandlungsstadien, hauptsächlich nach den Vorgängen in den Asteridenlarven entworfen, *D* festsitzendes Endstadium der Metamorphose, den Verhältnissen der jungen Antedonlarve (Fig. 122 *B*) sich nähernd. *an* After, *ax* Axocoel, *ax'* Anlage des Axialsinus, *ax''* Anlage der Ampulle unter der Madreporenplatte, *h* hinten, *hy* Hydrocoel, *ls* linkes Somatocoel (in *D* aktinaler Coelomsack), *m* Mund, *ms* horizontales Mesenterium, *po* Rückenporus, *rs* rechtes Somatocoel (in *D* abaktinaler Coelomsack), *sp* Scheitelplatte, *st* Steinkanal, *v* vorne, *v—h* ursprüngliche Körperlängsachse, *1, 2, 3, 4, 5* die Anlage der fünf Radiärgefäße des Ambulacralsystems.

bergenden Axialorganes gesprochen, welches zur Hervorbildung der Gonaden in der oben (S. 308) gekennzeichneten Beziehung steht. Es entwickelt sich als eine Wucherung der Wand des actinalen Coelomsackes, welche, die Wand des Axialsinus vor sich her stülpend, schließlich in den Axialsinus gerät.

Wir haben im vorhergehenden diese ganzen, der Ontogenese abgelauschten Umbildungsvorgänge mehr pragmatisch geschildert, ohne uns über die Ursachen dieser einzelnen Schritte Rechenschaft zu geben. Warum heftete sich die Dipleurula mit dem Kopfende an, warum wurde der Mund nach links und

schließlich nach oben verlagert, warum erfolgte die spiralige Einrollung des Darmkanals? Hier sei nur in kurzem angedeutet, daß die festsitzende Lebensweise auch in anderen Tiergruppen ähnliche Erscheinungen zutage fördert. Der Übergang zu sedentären Formen wird nicht selten in der Weise vermittelt, daß die Anheftung mit dem Kopfende vor sich geht, so bei den Lepaden, wo auch der Kopf zum Stiel auswächst, und bei den Ascidienlarven. Regelmäßig hat dies dann gewisse Rotationsvorgänge zur Folge, durch welche der Mund in eine günstigere Lage gebracht wird. Eine Tendenz zur Ausbildung radiärer Symmetrie, eine schleifenförmige Einrollung des Darms, durch welche der After in die Nähe der Mundöffnung gerückt wird, die Ausbildung bewimperter, nahrungzuführender Tentakelkronen wird bei vielen festsitzenden Tieren beobachtet.

XI. TUNICATA, MANTELTIERE.

Dies letzte Kapitel führt uns in jenes Grenzgebiet, in welchem die Wirbellosen und die Wirbeltiere ineinander übergehen. Der zwölfte Typus des Tierreichs (vgl. S. 185), die Chordatiere oder *Chordata*, erreicht im Stamme der *Vertebraten* oder Wirbeltiere die höchste Stufe tierischer Organisation. Er umfaßt aber auch eine Reihe niederstehender Formen, denen eine in Wirbel gegliederte Skelettsäule fehlt, deren Skelettachse nur durch einen (auch in den Embryonen der Wirbeltiere erscheinenden) elastischen Stab, die Rückensaite oder Chorda dorsalis repräsentiert ist — nach diesem Merkmal hat der ganze Typus seinen Namen. Zu diesen tieferstehenden Formen der Chordaten rechnen wir die Gruppe der *Acrania* oder Schädellosen (Hauptvertreter: Amphioxus) und die Gruppe der Manteltiere oder *Tunicaten*. Amphioxus kann seiner ganzen Organisation nach als ein Urwirbeltier betrachtet werden. Er soll daher aus unseren hier gegebenen Darlegungen ausscheiden. Dagegen würden die Tunicaten hier insoferne zu berücksichtigen sein, als in ihnen im Anschlusse an die sedentäre Lebensweise die Grundzüge der Chordatenorganisation mehr und mehr verwischt werden und nur in ihrer Entwicklungsweise deutlicher zutage treten. Man könnte den eigenartigen Stamm der Tunicaten in modifizierter Anwendung eines geistvollen Ausspruches von Dohrn als einen verlornen Sohn der Wirbeltierreihe bezeichnen. Freilich hat es sein Mißliches, die Gruppe der Tunicaten aus dem Zusammenhang mit den übrigen Chordatieren herauszulösen und gesondert zur Darstellung zu bringen. Denn ein wahres Verständnis für ihren Bau und ihre Entwicklung eröffnet sich uns nur durch ständigen Vergleich mit den übrigen Gruppen der Chordaten, vor allem mit Amphioxus.

Wenngleich der Stamm der *Tunicaten* im allgemeinen zu den formenärmeren Gruppen der tierischen Reihe zu zählen ist, so zerfällt er dennoch in eine Mannigfaltigkeit verschiedener, nach Lebensweise und Bau differenter Untergruppen. Wir rechnen hierher die planktonischen *Appendicularien*, kaulquappenähnlich mit beweglichem, gesäumtem Ruderschwanz umherschwimmend, ihrem Bau nach an Ascidienlarven erinnernd, ferner die sackförmigen Seescheiden (*Ascidien*), meist festsitzende Formen und häufig mit kleinen durch Knospung erzeugten Individuen stockbildend, aber in den *Pyrosomen* (Feuer-

walzen) freischwebende, leuchtende Kolonien bildend, während die durch ihren Generationswechsel berühmt gewordenen *Salpen*, schwimmenden Tönnchen vergleichbar, den am weitesten abgeänderten Typus dieser Gruppe aufweisen. Wir entwickeln den Bauplan der Manteltiere an dem Beispiele einer solitären Ascidie. Die Organisation dieser Formen hat in Bronns ,,Klassen und Ordnungen des Tierreichs" durch O. Seeliger eine eingehende, verdienstvolle, durchwegs auf eigenen Beobachtungen fußende Darstellung erfahren.

Bau der Ascidien.

Die *Ascidien* (Seescheiden) finden sich am Grunde des Meeres auf Steinen festgewachsen. Ihr Körper kann im allgemeinen als sackförmig bezeichnet werden (Fig. 125, 126). Sie sind mit dem hinteren Körperende festgewachsen, während das vordere Ende in zwei kurzröhrige Siphonen ausgezogen erscheint, welche zwei mit Lappen umsäumte, augentragende Öffnungen (Fig. 125 *i* und *e*) besitzen. Diese Leibesöffnungen könnten wir als Mund und After bezeichnen und es zeigt sich hier wieder das Merkmal sedentärer Formen: U-förmige Einkrümmung des Darmes und Annäherung des Afters an den Mund. Indes hat sich der Gebrauch eingebürgert, den Mund dieser Formen als Ingestionsöffnung (*i*), den After (*e*) als Egestionsöffnung zu benennen. Der Körper ist bilateralsymmetrisch; wir erkennen aus der Entwicklung der Seescheiden, daß jene Seite des Körpers, welcher die Ingestionsöffnung genähert ist, als Bauchseite (*ve*), die gegenüberliegende (*do*) als Rückenseite zu betrachten ist.

Fig. 125. Medianschnitt durch eine Ascidie. Ansicht von der linken Körperseite. Schema. *cl* Cloake, *do* dorsal, *e* Egestionsöffnung, *eg* Eingang in den rechten Peribranchialsack, *ed* Enddarm, *h* hinten, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *m* Mantel, *md* Mitteldarm, *mg* Magen, *ms* Mesenchym, *oe* Oesophagus, *pb* rechter Peribranchialsack, *ph* Pharynx, *t* Tentakelkranz, *v* vorne, *ve* ventral.

Ihren Namen führen die Manteltiere von ihrer Körperbedeckung, die nach mancher Hinsicht merkwürdig ist (Fig. 125 *m*, 135 *mt*). Die ganze Oberfläche ist von einer knorpelähnlichen, halbdurchscheinenden Schicht überdeckt (Mantel oder genauer: Cellulose-Mantel), welche ihrem Ursprunge nach als ein cu iculares Abscheidungsprodukt des oberflächlichen Körperepithels (Ektoderms) zu betrachten ist und eine Substanz enthält, die sich nach ihrer Zusammensetzung und ihren Reaktionen von der Cellulose der Pflanzen nicht wesentlich unterscheidet. Durch amoeboide Einwanderung von Mesodermzellen, welche auf ihrem Wege das ektodermale Epithel durchsetzen, erhält dieser Mantel sekundär den histologischen Charakter eines Bindegewebes.

Bei der Betrachtung des inneren Baues der *Ascidien* wollen wir uns zunächst an die Darmschleife halten. Vorerst sei bemerkt, daß sich zwischen Körperwand (Ektoderm) und Darmwand (Entoderm) als mittlere Schicht nur mesen-

chymatisches Gewebe (Fig. 125 *ms*) einschiebt. Ein Coelom — irgend etwas einer sekundären Leibeshöhle Vergleichbares — fehlt diesen Tieren.

Wir fassen zunächst ins Auge, daß der Anfangs- und Endabschnitt des schleifenförmig gebogenen Darmes besonders erweitert erscheinen. Die Ingestionsöffnung (Fig. 125 *i*) führt in einen erweiterten Anfangsteil (Pharynx *ph*), während der erweiterte Endabschnitt als Kloake (*cl*) bezeichnet wird, weil er die Kotmassen und Geschlechtsprodukte in sich aufnimmt und sie durch die Egestionsöffnung entleert. Der mittlere Teil der Darmschleife gliedert sich in Oesophagus (*oe*), Magen (*mg*), Mitteldarm (*md*) und Enddarm (*ed*). Es hat sich der Mißbrauch eingebürgert, die Übergangsstelle des Pharynx in den Oesophagus als Mund, die Ausmündung des Enddarmes in die Kloake als After (Fig. 126 *an*) zu bezeichnen. Obgleich man für die erstere Öffnung jetzt wohl gewöhnlich den Ausdruck „Oesophaguseingang" verwendet, so hat sich die Bezeichnung „After" doch erhalten. Sie ist auch, wie wir sehen werden, entwicklungsgeschichtlich begründet. Es schreibt sich diese Bezeichnungsweise von den Zeiten her, da man bestrebt war, die Organisation der Ascidien auf die der Lamellibranchiaten zurückzuführen. Wir erwähnen von Anhangsgebilden des Darmes die ihrer Funktion nach rätselhafte darmumspinnende Drüse (Fig. 126 *dr*), ein verzweigtes, zartwandiges Darmdivertikel, welches von der Übergangsstelle des Magens in den Mitteldarm entspringend sich mit zahlreichen Endästen am Enddarm verzweigt.

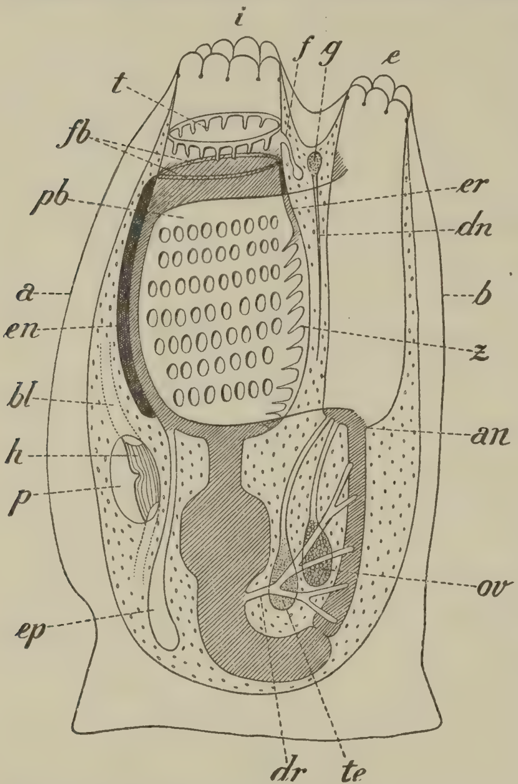


Fig. 126. Linke Seitenansicht einer Ascidie; Schema. Vgl. Fig. 125. *a—b* Höhe des Querschnittes Fig. 127, *an* After, *bl* Blutgefäße, *dn* dorsaler Ganglienzellstrang, *dr* darmumspinnende Drüse, *e* Egestionsöffnung, *en* Endostyl (Hypobranchialrinne, *ep* Epicard, *er* Epibranchialrinne, *f* Flimmergrube, *fb* Flimmerbogen, *g* Gehirn, *h* Herz, *i* Ingestionsöffnung, *ov* Ovarium, *p* Pericardialsack, *pb* linker Peribranchialsack, *t* Tentakelkranz, *te* Hoden, *z* Züngelchen der Dorsallamina.

Vom Pharynx sei zunächst erwähnt (Fig. 125 *ph*), daß seine Wand von zahlreichen, in Querreihen angeordneten Kiemenspalten (*ks*) durchbohrt ist. Die Kloakenhöhle (*cl*) hat in Wirklichkeit eine viel größere Ausdehnung als dies aus unserem schematischen Medianschnitt zu ersehen ist. Sie bildet nämlich zwei seitliche Divertikel, welche den Pharynx von rechts und links umfassen (Fig. 125, 126 *pb*). Diese Divertikel werden nicht mehr zur Kloake im engeren Sinne hinzugerechnet, sondern als Peribranchialräume bezeichnet. Der Pharynx ist sonach seitlich vollkommen von den beiden Peribranchialsäcken umschlossen (Fig. 127 *ph* und *pb*). Die Kiemenspalten (*ks*), welche die Pharynx-

wand durchbohren, öffnen sich in die Peribranchialräume. Das Atemwasser gelangt durch die Ingestionsöffnung in den Pharynx, es fließt durch die Kiemenspalten in die Peribranchialräume und von hier durch die Kloake und Egestionsöffnung nach außen. Die Entwicklungsgeschichte lehrt, daß diese beiden Peribranchialsäcke von dem ganzen System der Kloakenhöhle zuerst angelegt werden (Fig. 134 *pb*), daß die Kloake durch mediodorsale Verwachsung der beiden Säcke gebildet wird. Wenn wir die Verhältnisse der Appendicularien herbeiziehen, so erinnern uns diese Peribranchialsäcke in auffallender Weise an die Kiemengänge von Balanoglossus (Fig. 101 *kg*).

Wir müssen noch bei der Schilderung der Pharynxhöhle verweilen. Sie enthält eigentümliche Wimpereinrichtungen, die unser Interesse in Anspruch nehmen, weil sich Spuren davon bei Amphioxus und bei den Jugendformen der Neunaugen erhalten haben. Wir gelangen von der Ingestionsöffnung ausgehend zunächst in einen Vorraum: die durch ektodermale Einstülpung entstandene Mundhöhle, welche gegen den Pharynx durch einen Tentakelkranz (Fig. 125, 126 *t*) abgegrenzt ist. Diese ,,couronne tentaculaire" nicht selten auf einem wulstförmigen ,,cercle coronal" inseriert, findet sich ebenso bei Amphioxus auf dem sog. Velum, das auch bei dem Ammocoetes-Stadium der Petromyzonten wiederkehrt. Der Pharynx der Tunicaten besitzt in seiner ventralen Mittellinie eine drüsige Flimmerrinne (Hypobranchialrinne Fig. 126 *en*). Als Endostyl bezeichnet, gehört sie zu den typischesten Bildungen in der Anatomie aller Tunicaten. Ihr entspricht an der Dorsalseite des Pharynx eine ähnliche, längsverlaufende Flimmerrinne, die Epibranchialrinne (*er*), welche aber bei den meisten Ascidien nur in ihrem vorderen Teile ausgebildet weiter hinten durch eine Reihe von züngelförmigen Vorsprüngen (,,languettes" auf der Dorsallamina sitzend Fig. 126, 127 *z*) vertreten ist. Der Endostyl geht vorne in zwei Flimmerrinnen (die sog. Flimmerbogen Fig. 126 *fb*) über, welche den Pharynx umkreisend dorsalwärts in das Vorderende der Epibranchialrinne einmünden. An der Stelle, an welcher die Flimmerbogen in die Epibranchialrinne übergehen, findet sich die sog. Flimmergrube (*f*), die Ausmündungsstelle einer unter dem Gehirn gelegenen Drüse (Neuraldrüse), welche man der Hypophyse der Wirbeltiere verglichen hat. Die Ascidien ernähren sich von kleinsten im Meereswasser suspendierten Partikelchen eines organischen Detritus, welche in der Pharynxhöhle von dem Wimperstrom des Endostyls erfaßt und mit Schleim umhüllt längs dieser Rinne nach vorne geführt werden. Sie gelangen sodann auf dem Wege der Flimmerbogen in die Epibranchialrinne und längs der Dorsalwand des Pharynx nach hinten ziehend in den Oesophaguseingang.

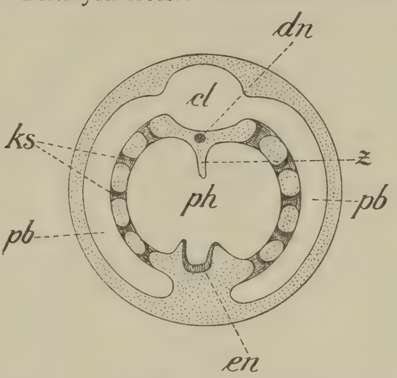


Fig. 127. Querschnitt durch die Kiemenregion einer Ascidie in der Höhe der Linie *a—b* in Fig. 126. *cl* Cloake, *dn* dorsaler Ganglienzellstrang, *en* Endostyl (Hypobranchialrinne), *ks* Kiemenspalten, *pb* Peribranchialsäcke, *ph* Pharynx, *z* Züngelchen der Dorsallamina.

21*

Als Nervenzentrum dient ein Ganglienknötchen (Fig. 126 *g*), welches in der Gegend zwischen dem Egestions- und Ingestionssipho zu finden ist und von dem mehrere Paare von Nerven ausstrahlen. Nach hinten setzt es sich in einen unpaaren dorsalen Ganglienzellstrang (*dn*, auch in Fig. 127) fort, in welchem wir die rudimentäre Anlage eines Rückenmarks erblicken.

Das Zirkulationssystem besteht aus zwei einander ganz fremdartig gegenüberstehenden Teilen, von denen der eine die als Lücken im Bindegewebe zu betrachtenden Blutbahnen (Fig. 126 *bl*) umfaßt, während der andere durch das in einem Pericardialsäckchen (*p*) geborgene Herz (*h*) vertreten ist. Um das Verhältnis des Herzens zum Pericardialsäckchen verständlich zu machen, wird es sich empfehlen, auf die Entwicklung dieser Bildungen kurz einzugehen. Das Pericardialsäckchen wird durch Divertikelbildung von der Pharynxwand abgeschnürt an jener Stelle, an welcher sich das hintere Ende des Endostyls befindet. Es ist ursprünglich ein einfaches rundliches Säckchen, welches aber durch rinnenförmige Einbuchtung seiner dorsalen Wand zu einem doppelwandigen Rohre umgebildet wird (Fig. 128). Die beiden Enden dieses Rohres gehen in die Hauptblutbahnen des Körpers über (Fig. 126 *h*). Die äußere Wand des Rohres wird jetzt zum Pericardialepithel, der Zwischenraum zwischen äußerer und innerer Wand zur Herzbeutelhöhle (Fig. 128 *p*); die innere Wand des Rohres wird muskulös umgebildet zur Wand des Herzschlauches, der in seinem Inneren den blutführenden Hohlraum (Fig. 128 *h*) birgt. Dieser Hohlraum müßte dorsalwärts noch geöffnet sein, wenn nicht die daselbst befindliche Lücke durch verdichtetes Bindegewebe geschlossen würde. Ein inneres Epithel der Herzhöhle, ein Endocard, fehlt. Die Blutbahnen, welche an der einen Seite in das Herzrohr hineinführen und dasselbe an der anderen Seite verlassen, sind wandungslose Lacunen im mesenchymatischen Bindegewebe. Ungemein auffällig ist die bei allen Tunicaten zu beobachtende, in regelmäßigen Zwischenpausen erfolgende Umkehr in der Richtung des Blutstromes, durch welche alle Blutbahnen, die noch soeben als Arterien angesprochen werden mußten, in Venen umgewandelt werden und umgekehrt.

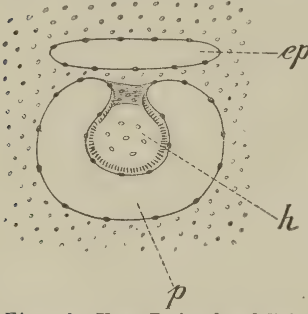


Fig. 128. Herz, Pericard und Epicard einer Ascidie im Querschnitt. Man vergleiche Fig. 126 bei *p*. *ep* Epicard, *h* Herz, *p* Pericard.

Ähnlich wie sich das Pericardialsäckchen durch Divertikelbildung von der Pharynxwand abschnürt, entsteht ein zweiter zartwandiger Schlauch dorsalwärts vom Herzen, das sog. Epicard (Fig. 126, 128 *ep*), eine Bildung, welche bei den Knospungsvorgängen der sozialen Ascidien zum Teil eine wichtige Rolle spielt.

Die Geschlechtsorgane sind zwitterig. Hoden (Fig. 126 *te*) und Ovarien (*ov*) liegen meist in der Darmschleife und münden durch gesonderte Ausführungsgänge in die Kloake.

Alles, was wir von Exkretionsorganen der Ascidien zu sagen wissen, ist daß im Mesenchym geschlossene Bläschen beobachtet werden, in denen sich Harnkonkremente vorfinden.

Von hohem Interesse und ein beliebtes Thema embryologischer Studien sind die Entwicklungsvorgänge im Ei der Ascidien und noch merkwürdiger sind die verschiedenen an den Knospen der Tunicaten zu beobachtenden Umbildungsprozesse. Letztere können uns hier nicht beschäftigen. Aus dem Ei der Ascidien schlüpft eine kleine, freischwimmende, kaulquappenähnliche Larve (Fig. 134), an welcher wir einen vorderen rundlichen Körperabschnitt und einen mit vertikalem Flossensaum versehenen, seitlich beweglichen Ruderschwanz unterscheiden. Letzterer ist ein vergängliches Larvenorgan. Die Organisation der Ascidie wird im vorderen Körperabschnitt angelegt. Über die ersten Entwicklungsvorgänge im Eie gehen wir flüchtig hinweg. Wir müssen es uns versagen, über die erstaunlichen Ergebnisse Conklins zu berichten, der die Teilungen der Zellen, ihren Stammbaum und ihr mit fortschreitender Differenzierung immer komplizierter werdendes Gefüge bis zum Stadium von 218 Zellen auf das Genaueste verfolgte. Wir sind durch diese Untersuchungen in die Lage versetzt, bestimmte Organanlagen in ihren ersten Anfängen zu erkennen. Die Furchung der kleinen, dotterarmen Eier ist eine totale und ziemlich aequale. Es kommt zur Bildung eines Blastulastadiums mit ziemlich engem Blastocoel und einer Gastrula, die wir mit gewissen Reservationen als Invaginationsgastrula in Anspruch nehmen können (Fig. 129 A). Hier nur ein paar Worte über die Orientierung dieses Stadiums. Der Keim der Ascidien ist von Anfang an bilateralsymmetrisch gebaut. Bei allen Chordaten liegt der Urmund (Blastoporus) an der späteren Dorsalseite und bei den Ascidien können wir tatsächlich das Gastrulastadium so orientieren, daß die primäre Eiachse auf die spätere Körperlängsachse senkrecht steht. Es entspricht der vegetative Pol (*veg*) der Mitte des späteren Rückens, der animale Pol (*an*, durch die Richtungskörperchen gekennzeichnet) der Mitte der Bauchfläche. Bei den meisten Chordaten (bei Amphioxus, bei den Amphibien) steht die primäre Eiachse zur Körperlängsachse schräg, indem der animale Pol vorne ventralwärts, der vegetative Pol hinten dorsalwärts gelegen ist. Was wir zunächst zu betrachten haben, ist die allmähliche Verengerung des Urmundes, während der ganze Keim sich in der Richtung der späteren Längsachse streckt (Fig. 129 B). Die Verengerung des Urmundes

Ascidienentwicklung.

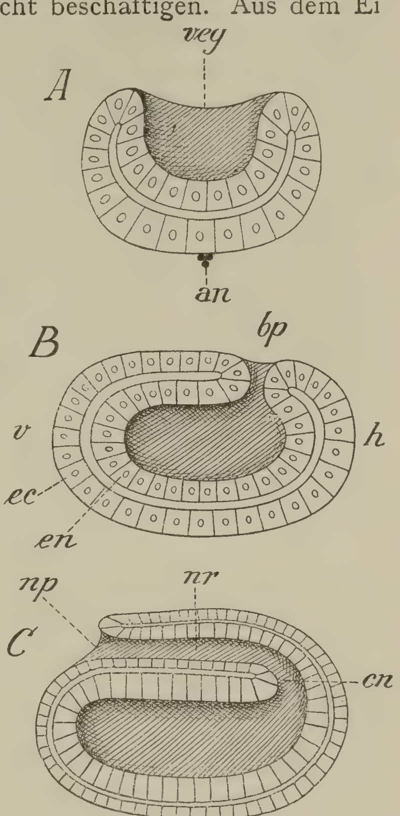


Fig. 129. Drei Entwicklungsstadien der Ascidien im Medianschnitt. Alle drei Stadien sind in gleicher Weise orientiert. Ansicht von der linken Körperseite. *A* Gastrula mit weitem Urmund, *B* Gastrula mit verengtem Urmund, *C* sog. Neurula, nach Entwicklung des Neuralrohres. *an* animaler Pol der primären Eiachse, *bp* Urmund (Blastoporus), *cn* Neurointestinalkanal, *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *h* hinten, *np* Neuroporus anterior, *nr* Neuralrohr, *v* vorn, *veg* vegetativer Pol der primären Eiachse.

vollzieht sich in der Weise, daß die hintere Urmundlippe in ihrer Lage stationär bleibt, während die seitlichen und die vordere Urmundlippe mehr und mehr zusammenrücken (Fig. 130). Es bleibt auf diese Weise schließlich ein hinten gelegener kleiner Eingang in den Urdarm übrig; die Darmhöhle hat nun in ihrem vorderen Abschnitte ein dorsales Dach bekommen (Fig. 129 B). Es ist mehr auf theoretischen Annahmen begründet, wenn man im allgemeinen für die Chordaten annimmt, daß der Verschluß des Urmundes durch eine Verwachsung der seitlichen Urmundlippen in einer dorsomedianen Verwachsungsnaht erfolgt. Wenngleich wir diesen Annahmen beipflichten, so ist doch in der Embryogenese der Ascidien tatsächlich von dieser Form des Urmundschlusses kaum etwas zu erkennen.

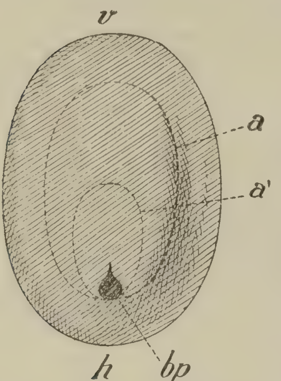


Fig. 130. Gastrula einer Ascidie mit verengtem Blastoporus in der Ansicht vom Rücken (vgl. Fig. 129 *B*). Zur Verdeutlichung der Art des Urmundschlusses. Die punktierten Linien *a* und *a'* kennzeichnen die frühere Ausdehnung des Urmundes.

Das zweischichtige Dach, welches sich durch den Verschluß (resp. die Verengerung) des Urmundes an der Rückenseite des Keimes entwickelt hat, ist der Sitz regster Organbildung. Hier machen sich bald sowohl in dem äußeren Keimblatte (Ektoderm), als auch im inneren Keimblatte (Entoderm) wichtige Differenzierungsprozesse bemerkbar. Die Umwandlungen der äußeren Keimesschichte führen zur Entwicklung des Neuralrohres, der röhrenförmigen Anlage des Zentralnervensystems (Fig. 129, 131 *nr*). Wir beobachten zunächst, wenn wir den Embryo von der Dorsalseite betrachten, die Ausbildung einer medianen Rinne (Fig. 131 A *mr*), welche auf den Blastoporusrest (*bp*) zustrebt (Medullarrinne) und von zwei seitlichen hinter dem Urmund ineinander übergehenden Erhebungen (*mw*, Medullarwülste) begrenzt ist. Die Medullarwülste verwachsen miteinander (Fig. 131 B, vgl. auch Fig. 132). Hierdurch wird die Medullarrinne zu einem Rohre (Medullarrohr oder Neuralrohr) geschlossen. Diese Verwachsung schreitet in der Richtung von hinten nach vorne vor, so daß das Neuralrohr an seinem vorderen Ende längere Zeit geöffnet bleibt und diese Öffnung ist der sog. Neuroporus anterior (*np* in Fig. 131 C). Aus der Entwicklungsweise des Neuralrohres ergibt sich, daß sein Lumen hinten durch den Blastoporusrest mit der Darmhöhle in Verbindung bleibt (Fig. 129 C). Diese Kommunikation, welche bei den Ascidien frühzeitig zurückgebildet wird, wird als Neurointestinalkanal bezeichnet (*cn*). Sie hat in den theoretischen Auseinandersetzungen über die Entwicklung der Vertebraten eine bedeutungsvolle Rolle gespielt.

Die Entwicklungsvorgänge, welche sich am inneren Keimblatt an dem Dach der Urdarmhöhle abspielen, sind nicht weniger wichtig. Hier können wir frühzeitig drei durch gewisse histologische Merkmale gekennzeichnete Zellgruppen unterscheiden, eine mediane und zwei seitliche (Fig. 132 *ch* und *ms*). Die Zellen der medianen Gruppe ordnen sich zu einem Zellstrang an, aus welchem die Chorda dorsalis, der axiale Skelettstab, hervorgeht (Fig. 132—135 *ch*), während die beiden seitlichen Gruppen sich als Mesodermanlagen (Fig. 132 *ms*) von der

Darmwand trennen. Wir wissen aus der Entwicklung des Amphioxus, daß die Sonderung dieser Anlagen sich bei dieser Form durch Faltenbildung vollzieht. Aus den beiden seitlichen Falten gehen die Coelomhöhlen der Acrania hervor. Bei den Ascidien, denen ein Coelom völlig fehlt, werden diese Anlagen als solide Zellgruppen aus dem Gefüge der dorsalen Darmwand ausgeschaltet. Nach Abtrennung der Chordaanlage und der mesodermalen Zellgruppen schließt sich die Darmanlage zu einem Rohre zusammen (Fig. 132 C *d*).

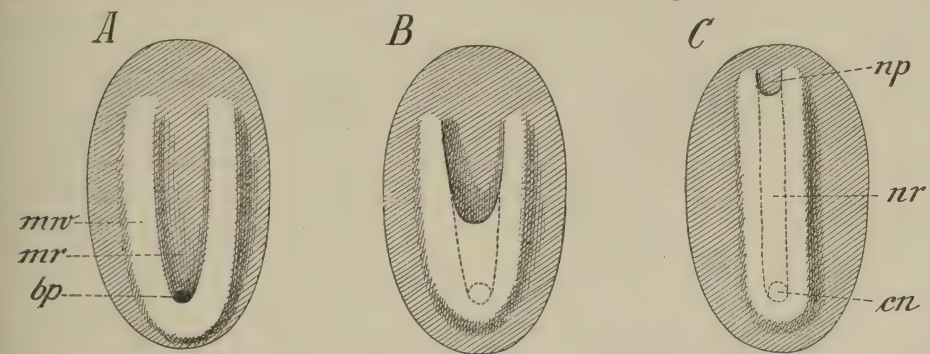


Fig. 131. Ascidienembryonen, vom Rücken gesehen. Schemen zur Verdeutlichung der Entwicklungsweise des Neuralrohres. *bp* Blastoporus, *mr* Medullarrinne, *mw* Medullarwülste, *np* Neuroporus anterior, *nr* Neuralrohr, *cn* Neurointestinalkanal.

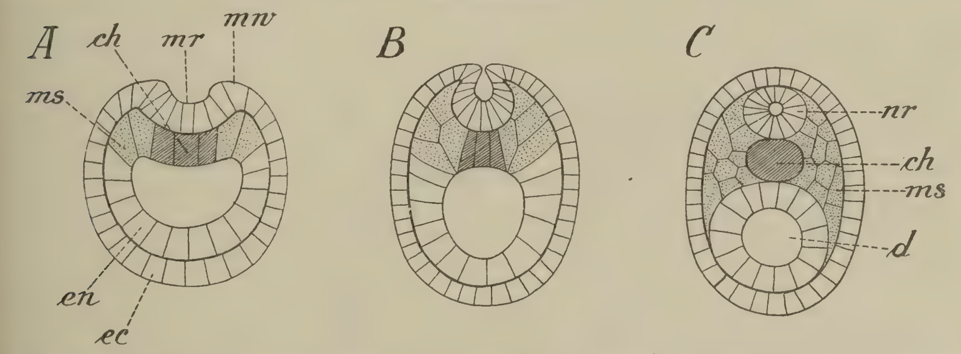


Fig. 132. Drei Stadien der Organentwicklung im Ascidienembryo, im schematischen Querschnitt. *ch* Chordaanlage (gestrichelt), *d* Darmkanal, *ec* äußeres Keimblatt, *en* inneres Keimblatt, *mr* Medullarrinne, *ms* Mesoderm (punktiert), *mw* Medullarwülste, *nr* Neuralrohr.

Der Embryo gewinnt nun bei seitlicher Betrachtung eine birnförmige Gestalt (Fig. 133). Es macht sich hierdurch die Scheidung in einen breiteren, vorderen Körperabschnitt und in einen Schwanzabschnitt geltend. Wir bemerken, daß die Chordaanlage und die Mesodermanlagen eine Tendenz zeigen, mehr in den Schwanzabschnitt zu rücken.

Auch an der paarigen Mesodermanlage ist die Trennung in einen Rumpf- und Schwanzabschnitt zu erkennen (Fig. 133 B). Vorne im Rumpfe findet sich eine Anhäufung kleinerer Zellen, aus denen die Mesenchymzellen der Ascidie hervorgehen (Fig. 134 *ms*). Im Schwanzabschnitt werden die Mesodermzellen in drei übereinanderliegenden Reihen angeordnet. Aus ihnen geht die Schwanzmuskulatur hervor (Fig. 135 *my*). Der Darm bildet im vorderen Körperabschnitt ein rundliches Säckchen (Fig. 133 A *d*), während er im Schwanzabschnitt nun

nur mehr durch einen soliden Zellstrang (*en*), vertreten ist, welcher bald der Auflösung anheimfällt (sog. subchordaler Entodermstrang Fig. 134, 135 *en*).

Die folgenden Stadien führen bereits zum Bau der freischwimmenden Kaulquappenform hinüber (Fig. 134). Die Sonderung in einen vorderen Körperabschnitt und einen im Embryo ventralwärts eingekrümmten Schwanz ist deutlicher geworden. Vorne finden sich drei Haftpapillen (*h*), mit denen die Larve bei ihrer Festsetzung sich anheftet. Dorsalwärts ist der Mund (*i*) durchge-

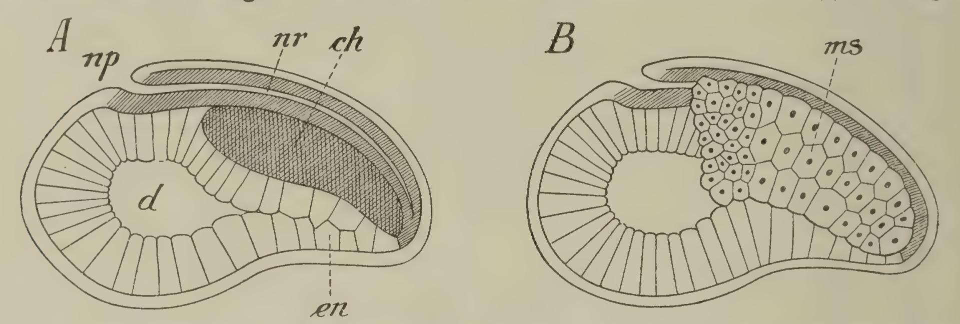


Fig. 133. Linke Seitenansicht zweier etwas späterer Embryonen von Ascidien. Schema nach VAN BENEDEN und JULIN. Vgl. Fig. 129 *C*. *A* im Medianschnitt, *B* mehr seitlich gesehen, um die Mesodermanlage darzustellen. *ch* Chorda, *d* Darm, *en* subchordaler Zellstrang (= rudimentäre Darmanlage der Schwanzregion), *ms* Mesoderm, *np* Neuroporus anterior, *nr* Neuralrohr.

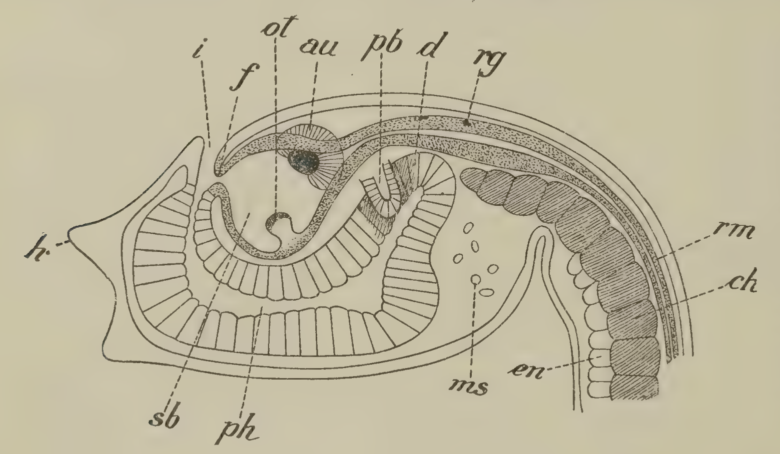


Fig. 134. Ascidienembryo nahe dem Ausschlüpfen. Nach KOWALEWSKY. Der bauchseitig eingekrümmte Schwanz ist nur zum Teil gezeichnet. *au* Auge, *ch* Chorda, *d* Darmanlage, *en* subchordaler Entodermzellstrang, *f* Anlage der Flimmergrube, *h* Haftpapillen, *i* Ingestionsöffnung (Mund), *ms* Mesenchymzellen, *pb* Anlage der linken Peribranchialhöhle, *ph* Pharynx, *ot* Ohr, *rg* Rumpfganglion (mittlerer Teil des Neuralrohres), *rm* Rückenmark des Schwanzabschnittes, *sb* Sinnesblase.

brochen. Während das ganze Darmsäckchen eigentlich später zum Pharynx (*ph*) der Ascidie sich umbildet, wächst aus seinem hinteren Ende die übrige Darmanlage (*d*) knospenartig hervor. Am Neuralrohr sind drei Abschnitte zu unterscheiden: vorne findet sich eine blasenförmige Erweiterung, die sog. Sinnesblase (*sb*), in deren Wand sich zwei als Auge (*au*) und Ohr (*ot*) gedeutete Sinnesorgane vorfinden; wir können diesen Abschnitt der Gehirnregion der Vertebraten entfernt vergleichen. Es folgt sodann ein an Ganglienzellen reicher Übergangsteil (sog. Rumpfganglion *rg*), welcher einer Medulla oblongata vergleichbar in das verengte Rückenmark des Schwanzabschnittes (*rm*) hinüberleitet. Der Neuroporus anterior hat sich vorübergehend geschlossen. Dagegen ist nun die Sinnesblase durch sekundären Durchbruch mit dem vordersten Teile des Darmkanals in Verbindung getreten und dieses kurze Kommunikationsröhrchen ist

die Anlage der späteren Flimmergrube (Fig. 134 *f*). Es sind sonach die Flimmergrube und die Neuraldrüse als abgegliederte selbständig gewordene Partien des vordersten Abschnittes des Neuralrohres anzusehen.

Zu beiden Seiten des Körpers entstehen nun säckchenförmige Hauteinstülpungen: die Anlagen der Peribranchialsäcke (*pb*), welche sich bald an den Seiten des Darmes ausbreiten. Frühzeitig kommen in der Scheidewand, welche die Peribranchialsäckchen von dem Darmlumen trennt, die ersten Kiemenspalten zum Durchbruch. Die äußeren Öffnungen der Peribranchialsäckchen wandern dorsalwärts und verschmelzen miteinander in der dorsalen Mittellinie. Auf diese Weise wird die Kloakenöffnung (die Egestionsöffnung) gebildet. Inzwischen ist an der Körperoberfläche als cuticulare Ausscheidung die erste Anlage des Cellulosemantels aufgetreten.

Die Festheftung der freischwimmenden Larve vollzieht sich mit dem vorderen Körperende unter Vermittlung der erwähnten Haftpapillen (*h*). Während der Larvenschwanz rückgebildet wird erfolgt eine Rotation des Körpers, durch welche die Ingestionsöffnung und die Egestionsöffnung an das obere dem Festheftungspunkt gegenüber gelegene Körperende verlagert werden.

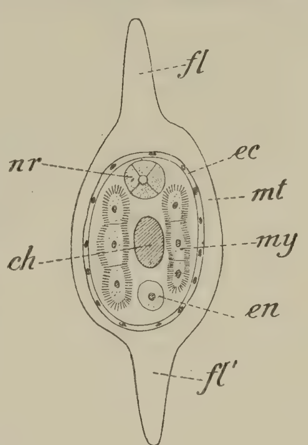


Fig. 135. Querschnitt durch den Schwanzabschnitt einer Ascidienlarve. Schematisch nach SEELIGER. Vgl. Fig. 132 *C*. *ch* Chorda, *ec* Epithel der Haut, *en* subchordaler Entodermzellstrang (vertritt hier den Darm), *fl* Rückenflosse, *fl'* Bauchflosse, *mt* Zellulosemantel, *my* Muskelzellen des Mesoderms, *nr* Neuralrohr.

Betrachten wir zum Schluß einen Querschnitt durch den Ruderschwanz einer freischwimmenden Ascidienlarve (Fig. 135). Wir sehen, daß der dorsale und ventrale Flossensaum ausschließlich vom Cellulosemantel gebildet werden. In der Medianebene finden sich drei längsverlaufende Organe: dorsalwärts das Neuralrohr (*nr*), in der Mitte die Chorda dorsalis (*ch*) und ventralwärts der entodermale Zellstrang (*en*), der hier die Darmanlage vertritt. Zu beiden Seiten finden wir Mesodermzellen (*my* Myoblasten), welche an ihrer Oberfläche längsverlaufende Muskelfibrillen abgeschieden haben, die hier im Querschnitt getroffen sind. Was wir hier sehen, ist der schematische Querschnitt durch ein Wirbeltier in vereinfachtester Form. Der Körper von Amphioxus weist wie der der Vertebraten eine deutliche metamere Segmentierung auf. Man hat sich bemüht, Spuren solcher Gliederung im Schwanzabschnitt der Appendicularien und der Ascidienlarven nachzuweisen und glaubte solche in der ziemlich regelmäßigen Anordnung peripherer von dem Rückenmark abtretender Nervenwurzeln gefunden zu haben. Im allgemeinen müssen wir es aber doch als recht zweifelhaft betrachten, ob den Tunicaten eine primäre, durch die sedentäre Lebensweise in Verlust geratene Metamerie zuzuschreiben ist oder nicht.

Literatur.

Unsere Kenntnis über Morphologie und Ontogenie der Wirbellosen ist in zahlreichen Schriften niedergelegt. Hier nur einiges, um dem Fernerstehenden den Weg in dieses Gebiet zu zeigen. Ausführlichere Literaturverzeichnisse findet der Leser in den Lehrbüchern von R. Hertwig und Claus-Grobben. Überhaupt möchten wir diese zwei Werke zur ersten Einführung in das Gebiet empfehlen, obgleich auch von den übrigen angeführten Lehrbüchern jedes seine speziellen Vorzüge besitzt. Hertwigs Lehrbuch, in klarer und übersichtlicher Anordnung das wichtige zusammenfassend, Claus-Grobben, etwas umfangreicher, eine größere Fülle von Details in gründlicher, gewissenhafter Darstellung bringend.

Ein umfangreiches Sammelwerk.

G. H. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, noch unvollständig, enthält in zahlreichen Bänden, welche — wenn veraltet — in Neubearbeitungen aufgelegt werden, eine Zusammenfassung aller unserer Kenntnisse, zum Teil in erstklassiger Darstellung. Hierher: O. Bütschli Protozoa, Chun und Will Coelenterata, v. Graff Turbellaria, Braun Trematodes und Cestodes, Bürger Nemertinen, Seeliger Tunikaten, Ludwig und Hamann Echinoderma, Keferstein Mollusca, neu bearbeitet von Simroth; Gerstäcker und Ortmann Crustacea, Verhoef Myriopoden.

Vielbändige Handbücher der Zoologie:

Delage, Y., et Hérouard, E. Traité de Zoologie concrète. Bisher erschienen: I. La cellule et les protozoaires 1896, II. Spongiaires et Coelentérés 1899, III. Echinodermes 1903, V. Vermidiens 1897, VIII. Procordés 1898.

Ray Lankester, E. A Treatise on Zoology. I. Introduction and Protozoa 1909 von mehreren Verfassern, II. Porifera and Coelenterata 1900 von Minchin, Fowler, Bourne, III. Echinoderma 1900 von Bather, IV. Platyhelmia etc. von Benham 1901, V. Mollusca 1906 von Pelseneer, VII. Crustacea 1909 von Calman, IX. Fishes 1909 von Goodrich.

The Cambridge Natural History; I. Hartog Protozoa, Sollas Porifera, Hickson Coelenterata, II. Verschiedene Autoren Vermes and Polyzoa, III. Shipley Brachiopoda, Cooke Mollusca, IV. Weldon Crustacea, V.-VI. Sharp Insects, VII. Harmer Hemichordata, Herdmann Amphioxus and Tunicata; das übrige, sowie die Bände VIII—X auf Wirbeltiere bezüglich.

Lehrbücher der Zoologie.

Hertwig, R. Lehrbuch der Zoologie. 10. Aufl. Jena 1912.

Claus-Grobben. Lehrbuch der Zoologie, begründet von C. Claus, neubearbeitet von K. Grobben. 2. Aufl. Marburg 1910.

Boas, J. E. V. Lehrbuch der Zoologie. 6. Aufl. Jena 1911.

Kennel, J. Lehrbuch der Zoologie. Stuttgart 1893.

Goette, A. Lehrbuch der Zoologie. 1902. Hauptsächlich auf Entwicklungsgeschichte begründet. Voll selbständiger Gedanken. Die Abbildungen meist Originale.

Parker, T. J., and Haswell, W. A. A Text-Book of Zoology. 2. Edit. London 1910.

Hatschek, B. Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888. Ein geniales Werk, reich an fruchtbringenden Ideen. Bisher unvollständig.

Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte.

Bergh, R. S. Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden 1895.

Balfour, F. M. Handbuch der vgl. Embryologie. 2 Bde. Aus dem Englischen übersetzt von B. Vetter. Jena 1880—1881. Die erste zusammenfassende Darstellung dieses Gebietes. Ein kühner Wurf! Grundlegend.

Korschelt, E., und Heider, K. Lehrbuch der vgl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil I 1890, Coelenterata, Vermes, Echinoderma; II 1892, Arthropoda; III 1893, Mollusca, Tentaculata, Tunicata, Amphioxus. Allgem. Teil I 1902, Entw. Mechanik, Keimzellenbildung; II, Reifung und Befruchtung; III 1909, Furchung; IV 1910, Keimblätterbildung, ungeschlechtliche Fortpflanzung. In dem 3. und 4. Heft des allgem. Teils findet der Leser die auf Cell-lineage bezüglichen Angaben, die hier nicht berücksichtigt werden konnten.

Lehrbücher der vergleichenden Anatomie.

GEGENBAUR, C. Grundzüge der vgl. Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1870.

— Grundriß der vgl. Anatomie. 1874. Diese beiden Werke waren von grundlegendem Einfluß auf die Entwicklung der vergleichenden Morphologie.

LANG, A. Lehrbuch der vgl. Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena. I. Protozoa, Coelenterata, Würmer, II. Arthropoden 1888, III. Mollusken, IV. Echinodermen und Enteropneusten 1894. 2. Aufl.: Protozoa 1901, Mollusca, bearbeitet von HESCHELER, 1900. Dritte Auflage im Erscheinen.

BÜTSCHLI, O. Vorlesungen über vgl. Anatomie. 1. Lief. Leipzig 1910. 2. Lief. 1912.

Den Bau des tierischen Körpers in funktioneller Hinsicht betreffend:

BERGMANN, C., und LEUCKART, R. Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreichs. Stuttgart 1852. Eine Fundgrube wertvoller Anregungen.

HESSE-DOFLEIN. Tierbau und Tierleben. I. Bd. Der Tierkörper als selbständiger Organismus von R. HESSE. Leipzig und Berlin 1910.

Lehrbücher der vergleichenden Histologie.

SCHNEIDER, K. CAM. Lehrbuch der vgl. Histologie der Tiere. Jena 1902.

— Histologisches Praktikum der Tiere für Studenten und Forscher. Jena 1908.

Verschiedene Schriften allgemeineren Inhalts.

BALFOUR, F. M. On the structure and homologies of the germinal layers of the embryo. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 20. 1880.

BERGH, R. S. Gedanken über den Ursprung der wichtigsten geweblichen Bestandteile des Blutgefäßsystems. Anat. Anz. Bd. 20. 1902.

BRAEM, F. Was ist ein Keimblatt? Biol. Centrbl. Bd. 15. 1895.

BÜTSCHLI, O. Über eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Teils der Metazoen. Morph. Jb. Bd. 8. 1883.

— Bemerkungen zur Gastraeatheorie. Morph. Jb. Bd. 9. 1884.

CALDWELL, W. H. Blastopore, mesoderm and metameric Segmentation. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 25. 1885.

CATTANEO, GIAC. Sull'origine della metameria. Napoli 1882.

— Delle varie teorie relative all'origine della metameria . . . Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Univ. Genova Nr. 28. 1895.

CLAUS, C. Die Typenlehre und HAECKELS Gastraeatheorie. Wien 1874.

EISIG, H. Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitt. Zool. Station Neapel. Bd. 13. 1898.

GOODRICH, E. G. On the coelom, genital ducts and nephridia. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 37. 1895.

GOETTE, A. Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere.

GROBBEN, C. Die systematische Einteilung des Tierreichs. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 1908.

HAECKEL, E. Generelle Morphologie der Organismen. 2 Bde. Berlin 1866.

— Die Prinzipien der generellen Morphologie der Organismen. Berlin 1906.

— Die Gastraea-Theorie. Jen. Zeitschr. f. Nat. 1874.

— Systematische Phylogenie. 3 Bde. Berlin 1894—1896.

HATSCHEK, B. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 1. 1878.

— Das neue zoologische System. Leipzig 1911.

HERRICK, C. J. The relations of the central and peripheral nervous system in phylogeny. Anat. Rec. Philadelphia Bd. 4. 1910.

HERTWIG, O. und R. Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena 1881.

— Die Aktinien, anatomisch-histologisch . . . untersucht. Jen. Zeitschr. f. Nat. 1879. Bd. 13.

HUBRECHT, A. A. W. Die Abstammung der Anneliden und Chordaten und die Stellung der Ctenophoren und Platyhelminthen im System. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. 39. 1905.

— The ancestral form of the Chordate. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 33. 1883.

HUXLEY, Th. On the anatomy and affinities of the family of Medusae. Phil. Trans. London 1849.
— On the classification of the animal Kingdom. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 15. 1875.
KLEINENBERG, N. Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Z. Wiss. Zool. Bd. 44. 1886. Eine Arbeit, die von großem Einfluß gewesen ist.
KOWALEVSKY, A. Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Petersburg 1871.
LANG, A. Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Coelenteraten und Hirudineen. Mitt. Zool. Station Neapel. Bd. 3. 1881.
— Über den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere usw. Jena 1888.
— Fünfundneunzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung . . . des Blutgefäßsystems. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich. Bd. 47. 1902.
— Beiträge zu einer Trophocoeltheorie. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. 38. 1903.
LANKESTER, E. RAY. On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. 11. 1873.
— Notes on the embryology and classification of the animal Kingdom. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 17. 1877.
LEUCKART, R. Über die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. Braunschweig 1848.
MEISENHEIMER, J. Die Excretionsorgane der wirbellosen Tiere. I. Protonephridien und typische Segmentalorgane. Erg. d. Zool. Bd. 2. Jena 1909.
METSCHNIKOFF, E. Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv-Organe. Wien 1886.
MEYER, E. Die Abstammung der Anneliden, der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. Biol. Centrbl. Bd. 10. 1890.
MONTGOMERY, Th. H. On the Modes of Development of the Mesoderm and Mesenchym. J. Morph. Bd. 12. 1897.
— On the Morphology of the excretory Organs of the Metazoa: A critical Review. Proc. Am. Phil. Soc. Bd. 47. 1908.
PARKER, G. H. The phylogenetic origin of the nervous system. Anat. Rec. Philadelphia. Bd. 4. 1910.
PERRIER, Edm. Les colonies animales et la formation des organismes. Paris 1881.
RABL, C. Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jb. Bd. 5. 1879.
— Theorie des Mesoderms. Morph. Jb. Bd. 15. 1889.
SALENSKY, W. Morphogenetische Studien an Würmern. Siehe besonders IV. Schlußbetrachtung, in welcher eine eingehende Darstellung der Mesoderm- und Coelombildung gegeben ist. Mém. Acad. St. Petersburg (8. sér). Bd. 19. 1907.
SEDGWICK, A. On the origin of metameric segmentation. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 24. 1884.
SEMPER, C. Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. III. Strobilation und Segmentation. Arb. Würzburg. Bd. 3. 1876/77.
SCHIMKEWITSCH, W. Über die Identität der Herzbildung bei den Wirbel- und wirbellosen Tieren. Zool. Anz. Bd. 8. 1885.
— Noch etwas über die Identität usw. Zool. Anz. Bd. 8. 1885.
— Über die Beziehungen zwischen den Bilateria und Radiata. Biol. Centrbl. Bd. 28. 1908.
SPENGEL, J. W. Betrachtungen über die Architektonik der Tiere. Zool. Jahrb. Suppl. VIII. 1905.
THIELE, J. Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Ein Beitrag zur Phylogenie der Tiere. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. 25. 1891.
— Zur Coelomfrage. Zool. Anz. Bd. 25. 1902.
WOLTERECK, R. Zur Kopffrage der Anneliden. Verh. D. Zool. Ges. 1905.
— Wurmkopf, Wurmrumpf und Trochophora. Bemerkungen zur Entwicklung und Ableitung der Anneliden. (Nebst neueren Notizen über bipolare Coelenteraten.) Zool. Anz. Bd. 28. 1904.
ZIEGLER, H. E. Über den derzeitigen Stand der Coelomfrage. Verh. D. Zool. Ges. 1898.

DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER WIRBELTIERE.

Von
FRANZ KEIBEL.

In seinem Artikel „Allgemeine und experimentelle Morphologie und Entwicklungslehre" hat O. Hertwig die ersten Entwicklungsprozesse im gesamten Tierreich, auch die der Wirbeltiere, besprochen und bis zur Ausbildung der Keimblase, der Blastula, verfolgt. Hier habe ich anzuknüpfen und darzulegen, wie die besondere Organisation der Wirbeltiere sich herausbildet und sich in den verschiedenen Klassen ausgestaltet. Es wird dabei zu untersuchen sein, ob sich große Zusammenhänge zwischen den einzelnen Entwicklungsreihen ergeben oder, wo dies noch nicht der Fall ist, klarzulegen, ob und in welcher Richtung sie zu suchen sein werden. Auch werden die Gründe anzugeben sein, warum in manchen Fällen in der Phylogenie vorhandene Zusammenhänge schwer zu finden oder wohl überhaupt in der Entwicklung der Einzelwesen, wie sie sich uns heute darbietet, nicht mehr zu erkennen sind.

Es soll bei unseren Betrachtungen der Hauptbauplan der Wirbeltiere durchaus in den Vordergrund gestellt werden, die Vorgänge, welche man als allgemeine Entwicklung bezeichnet, und die mit der Ausbildung der Keimblätter ihren Abschluß finden. Es werden dabei die beiden Theorien, welche im letzten Drittel des vergangenen Jahrhunderts sich als fruchtbringend für unser Gebiet erwiesen haben, die Gastraeatheorie und die Coelomtheorie ausführlicher zu erörtern sein. Zum Schlusse ist dann die Bedeutung der Keimblätter für die weitere Entwicklung zu besprechen und auch zu zeigen, wie und ob die besprochenen Entwicklungsvorgänge mit dem sogenannten biogenetischen Grundgesetz Häckels und O. Hertwigs ontogenetischem Kausalgesetz in Einklang zu bringen sind. Auf die Entwicklung der einzelnen Organe und Organsysteme dagegen kann hier nicht eingegangen werden. Für sie wird auf den folgenden Abschnitt, in dem Gaupp die Morphologie der Wirbeltiere bearbeitet, hingewiesen.

Überblick über die Entwicklung.

Versuchen wir zunächst eine Übersicht über die Fragen zu gewinnen, welche uns hier beschäftigen. Da gehen wir am besten von der Entwicklung des *Amphioxus lanceolatus* aus, bei dem die grundlegenden Entwicklungsvorgänge sich zum größten Teil in fast schematischer Einfachheit vollziehen oder doch zu vollziehen scheinen. Freilich müssen gleich hier dann auch einige Bemerkungen gemacht werden, welche die Bedeutung des Amphioxus für die Auffassung der Entwicklungsvorgänge der Wirbeltiere einschränken und sich gegen die alles beherrschende Stellung wenden, die man fast 40 Jahre lang

den sich in der Entwicklung dieses kleinen Tieres abspielenden Vorgängen für die Entwicklung aller Wirbeltierklassen beigemessen hat.

Amphioxus.

Zunächst: der Amphioxus ist gar kein Wirbeltier im strengen Sinne, denn bei ihm kommt es niemals zur Entwicklung von Wirbeln, sein Achsenskelett wird zeitlebens von einem ungegliederten Stab, der Chorda dorsalis und ihrer Scheide, gebildet. Darauf daß auch sein Stützgewebe nicht die physiologisch-chemischen Reaktionen gibt, welche das Stützgewebe aller anderen Wirbeltiere auszeichnet, sei nur nebenher hingewiesen; wichtiger ist, daß der Amphioxus sicherlich ein in bedeutungsvoller Weise zurückgebildetes Geschöpf ist. Er hat keinen Schädel, ist ein Akranier, und dieses Merkmal ist zweifellos kein primitives, sondern der Mangel des Schädels und die ganze mangelhafte Ausgestaltung des Kopfes, dem die typischen Sinnesorgane der Wirbeltiere fehlen, ist sekundär erworben. In welcher Weise die scheinbar so schematisch klaren Vorgänge bei der Gastrulation des Amphioxus lange Zeit hindurch die Auffassung des Gastrulationsproblems bei den Wirbeltieren erschwert haben, wird später zu erörtern sein. Trotzdem empfiehlt es sich, wie schon gesagt, sich mit Hilfe der Entwicklung des Amphioxus einen Überblick über die Entwicklungsvorgänge zu verschaffen, die wir dann bei den eigentlichen Wirbeltieren betrachten, und deren Zusammenhänge und Bedeutung wir dem Verständnis näher bringen wollen. Wir beginnen mit dem Stadium der ausgebildeten Keimblase, der Blastula, wie sie sich aus dem dotterarmen Ei des Amphioxus durch die Furchung herausgebildet hat. Die Blastulae des Amphioxus sind kleine Bläschen, doch kann man schon im Blastulastadium eine Differenzierung der Zellen auch äußerlich erkennen. Fig. 1 zeigt uns eine solche Blastula im Durchschnitt. Wir können an ihr zwei Pole unterscheiden, welche den gleichnamigen Polen des ungefurchten Eies entsprechen. Der animale Pol (*a*) ist durch kleine dotterarme Zellen gekennzeichnet, der vegetative (*v*) durch größere, dotterreichere. Durch ungleiches Wachstum werden die Zellen des vegetativen Poles der Blastula eingestülpt und durch denselben Vorgang wird die Furchungshöhle (*FH.*) schließlich bis auf geringe Reste verdrängt (Fig. 2). Aus dem einschichtigen Bläschen ist eine zweischichtige Kappe geworden, die man als Gastrula bezeichnet. Die Höhlung dieser Kappe, der Urdarm oder die Gastrulahöhle, steht ursprünglich mit der Außenwelt durch eine sehr weite Öffnung, einen weiten Urmund oder Gastrulamund, in Verbindung. Die beiden Schichten dieser Kappe pflegt man als das äußere und das innere Keimblatt, als das Ektoderm und das Entoderm zu bezeichnen; doch wird sich später

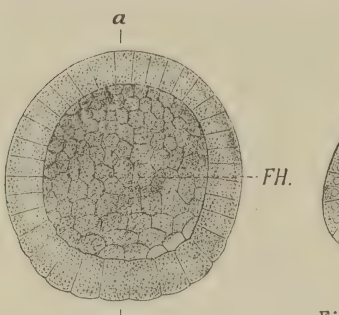


Fig. 1. Keimblase (Blastula) des Amphioxus. *a* animaler, *v* vegetativer Pol, *FH.* Furchungshöhle. Nach Hatschek.

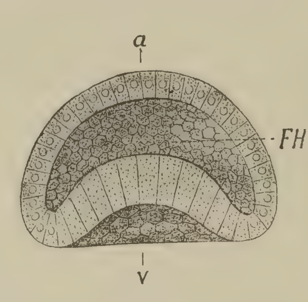


Fig. 2. Junge Gastrula des Amphioxus, es ist noch ein bedeutender Teil der Furchungshöhle erhalten. *a* animaler, *v* vegetativer Pol, *FH.* Furchungshöhle. Nach Hatschek.

Blastula des Amphioxus.

Gastrulation bei Amphioxus.

zeigen, daß diese Keimschichten mit denen, welche man bei anderen Tieren so nennt, nicht ohne weiteres verglichen werden können. Im inneren Keimblatt, dem sogenannten Entoderm, des Amphioxus sind außer den Anlagen für das Epithel des Darms und seiner Drüsen auch noch andere Anlagen enthalten, die für die Chorda dorsalis, das primitive Achsenskelett, und die für das zwischen Ektoderm und Entoderm gelegene Mesoderm. Die Beziehungen dieser Anlagen zum Entoderm sind, wenn man solches einfach topographisch als inneres Keimblatt auffaßt, bei den verschiedenen Wirbeltieren verschiedenartig. Bezeichnen wir überall das ursprünglich untere oder innere Keimblatt als primitives Entoderm, so müssen wir uns von Anfang an gegenwärtig halten, daß wir dieses primitive Entoderm bei Amphioxus nicht ohne weiteres dem bei den verschiedenen Wirbeltieren homologisieren dürfen, und ebensowenig dürfen wir das primitive Entoderm der verschiedenen Wirbeltiere untereinander homologisieren. Erst nach Absonderung der Chorda und des Mesoderm erhalten wir im definitiven Entoderm einen Zellkomplex, der bei Amphioxus und bei den Wirbeltieren durchweg vergleichbar ist: wir können ihn als das definitive Entoderm bezeichnen. Das definitive Entoderm besteht aus den Zellen, welche beim Amphioxus und bei allen Wirbeltieren dem Epithel des Darms und der Darmdrüsen seinen Ursprung geben. Das gleiche gilt entsprechend für das primitive Ektoderm. Neben den rein morphologischen Unterschieden machen sich zwischen innerer und äußerer Keimschicht, zwischen primitivem Ektoderm und Entoderm auch schon frühzeitig physiologische Unterschiede bemerkbar. Das äußere Keimblatt differenziert sich zum Fortbewegungs- und Schutzorgan; es erwirbt Flimmern und eine gewisse Festigkeit, das innere paßt sich der Aufnahme von Nahrung an. In der nun folgenden Periode der Entwicklung verengert sich zunächst der Urmund und wird dabei zugleich dorsal- und caudalwärts verlagert (Fig. 3 u. 4). Hatschek nahm an, daß der Verschluß des Urmundes durch in cranio-caudaler Richtung erfolgende Nahtbildung vor sich gehe.

Keimblätter bei Amphioxus.

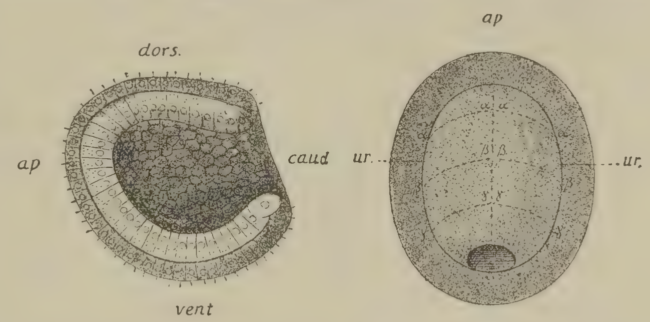


Fig. 3. Gastrula von Amphioxus, welche die Verengerung und Verlagerung des Urmundes zeigt. Die Flimmern der äußeren Keimschicht sind angedeutet. *ap* apical, *caud* caudal, *dors* dorsal, *vent* ventral. Nach HATSCHEK.

Fig. 4. Schema des Urmundschlusses bei Amphioxus. *ur* der Rand des Urmundes in einem frühen Stadium, α und α, β und β usw. Punkte dieses Randes, welche sich später in $\alpha\alpha$, $\beta\beta$ usw. aneinander legen und so den Urmund in apicocaudaler Richtung einengen. Nach HATSCHEKS Darstellung entworfen.

Verschluß des Urmundes bei Amphioxus.

Fig. 4 veranschaulicht seine Meinung. Die Linie *ur* zeigt den Urmundrand in einem frühen Stadium an. Der Urmund soll sich nun entsprechend einer später über den Rücken verlaufenden Linie dadurch schließen, daß seine Ränder von rechts und links symmetrisch gegeneinander rücken, so daß stets korrespondierende Punkte der beiden Seitenränder α u. α, β u. β usw. zur Ver-

wachsung kommen. Man hat das eine Concrescenz des Urmundes genannt, und man hat darzutun versucht, daß der Verschluß des Urmundes bei den Wirbeltieren allgemein in dieser Weise erfolgt. In diesem Sinne spricht man von einer Concrescenztheorie. Was nun den Amphioxus im besonderen anlangt, so haben alle neueren Untersucher zwar nichts von einer Nahtspur am vorderen Rande des sich verkleinernden Urmundes nachweisen können, doch wäre das an sich kein Grund einen Verschluß des Urmundes in der von Hatschek angenommenen Weise schlechthin zurückzuweisen. Wenn sich das Material der Urmundlippen von rechts nach links auch in der angedeuteten Weise vereinigt, so braucht doch keine richtige Naht dabei zustande zu kommen. An einem Experiment, das Gräper neuerdings zur Erläuterung anderer Verhältnisse gegeben — bei ihm handelt es sich um die Entstehung des Darms durch zwei seitliche Falten, die auch in Zweifel gezogen wurde, weil man keine Spur einer Naht erkennen könne —, kann man sich das klar machen. Ein Glasstab wird wie in Fig. 5a gebogen und an der Biegungsstelle ein anderer Glasstab als Handhabe aufgesetzt; dann läßt man die Flamme direkt in den Verschmelzungswinkel schlagen, und es gelingt bei entsprechender Übung eine vollständige Verschmelzung, wie sie Fig. 5b zeigt, ohne jede Naht zu erreichen, es rückt einfach die bogenförmige Grenze in der Richtung des Pfeiles, vor und hinter ihr bleibt eine nahtlose Verschmelzung. Die Pfeile deuten die Richtung der Verschmelzung an.

Concrescenztheorie

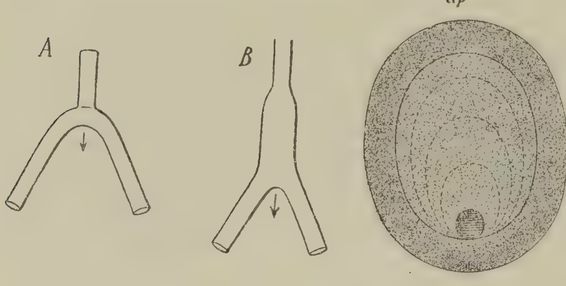


Fig. 5A u. 5B. Verschmelzung eines gebogenen Glasstabes ohne Nahtbildung. Nach GRÄPER. Man vergleiche den Text.

Fig. 6. Schema des Urmundschlusses bei Amphioxus. Nach RABLS Auffassung.

Trotzdem hat die Concrescenztheorie des Fehlens der Nahtspur wegen heftige Gegner gefunden. Daß etwa der Urmund sich in der Weise schließt, daß die einzelnen Punkte seiner Ränder konzentrisch gegeneinander vorrücken, um sich schließlich in einem Punkte zu vereinigen, das ist ausgeschlossen, und so nimmt z. B. Rabl an, daß die Ränder gegen einen exzentrisch gelegenen Punkt des Urmundes, welcher der Mitte seines hinteren Randes entspricht, vorrücken. Einen solchen Verschluß soll das Schema Fig. 6 verdeutlichen. Dabei nimmt auch nach Rabls Auffassung der Gastrulamund anfangs nahezu den ganzen Rücken ein; er verkleinert sich von vorn nach hinten, und sein letzter Rest bildet eine kleine dorsal am Hinterende gelegene Öffnung. Wie Rabl es mit dieser Auffassung vereinigt, daß auch nach seiner Annahme, falls der Verschluß des Urmundes nicht zustande käme, an seinen Rändern sich an entsprechenden Stellen die entsprechenden Teile der rechten und linken Seite des Embryo entwickeln würden, ist mir freilich dabei nicht klar geworden. Mit dieser Annahme kehrt er doch zur Concrescenztheorie in verschleierter Form zurück, und so interpretiert erscheint der Unter-

schied zwischen seiner Auffassung und der Annahme einer Concrescenz im Sinne von Hatschek und Oskar Hertwig nicht eben groß.

Kehren wir nach dieser theoretischen Abschweifung zur Larve des Amphioxus zurück.

Schon in frühem Gastrulastadium ist an der kleinen Larve durch Abflachung die dorsale Seite kenntlich geworden (Fig. 3 u. 7) und mit ihr die bilaterale Symmetrie. So kann man nun am Urmunde eine dorsale, eine ventrale und jederseits eine laterale Urmundlippe unterscheiden. Hat sich der Urmund bis zu einem gewissen Grade verengert, dann beginnt sich die Larve allmählich in die Länge zu strecken, und wichtige Differenzierungen treten sowohl am äußeren wie am inneren Keimblatt ein. Das äußere Keimblatt verdickt sich in der dorsalen Medianlinie und zu beiden Seiten von ihr und so grenzt sich allmählich als erste Organanlage aus dem Ektoderm die Medullarplatte ab. Fig. 8 zeigt ein Schema, welches ein solches Tierchen in der Ansicht von caudal und rechts darstellt. Das Gebiet der Medullarplatte ist durch einen dunkleren Ton kenntlich gemacht. Im Gebiet der inneren Keimschicht haben sich inzwischen an der dorsalen Wand des Urdarms drei Rinnen gebildet, eine mittlere und zwei seitliche. Diese Rinnen sind schon bei der durchsichtigen Larve kenntlich, am besten aber treten sie an Querschnitten hervor (Fig. 9–11).

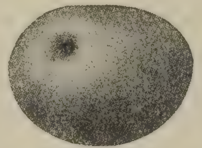


Fig. 7. Gastrula des Amphioxus mit stark verkleinertem Urmund von caudal und rechts. Die dorsale Seite ist abgeflacht.

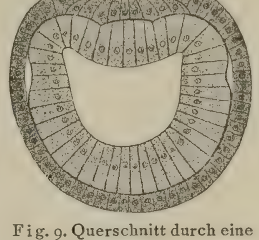


Fig. 9. Querschnitt durch eine Larve des Amphioxus. Dorsal hat sich aus dem Ektoderm die Medullarplatte abgegliedert. An der dorsalen Wand des primitiven Entoderm sehen wir rechts und links die Coelomdivertikel eben angedeutet, eine Chordarinne ist noch nicht vorhanden. Nach HATSCHEK.

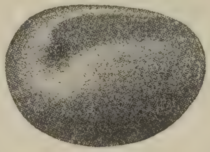
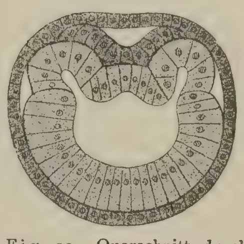


Fig. 8. Gastrula des Amphioxus mit stark verkleinertem Urmund von caudal und rechts. Auf der abgeflachten dorsalen Seite ist durch einen dunkleren Ton die Anlage der Medullarplatte kenntlich gemacht.



Die Medullarplatte bei Amphioxus.

Fig. 10. Querschnitt durch eine Larve des Amphioxus. Im Gebiet des Ektoderm hat sich die Medullarplatte zu einer Medullarrinne eingefaltet und ist von dem übrigen Ektoderm überwachsen worden. Im Bereich des primitiven Entoderms erkennen wir unterhalb der Medullarrinne die Chordaanlage und rechts und links von ihr die schon ziemlich tiefen Coelomdivertikel, deren Begrenzung die Anlage des Mesoderms darstellt. Nach HATSCHEK,



Fig. 11. Querschnitt durch eine Larve des Amphioxus. Chordarinne und Coelomdivertikel sind nahezu abgeschnürt. Nach HATSCHEK.

Die mittlere Rinne schnürt sich später ab und bildet die Chorda dorsalis, die seitlichen Rinnen gliedern sich in cranio-caudaler Richtung und lassen so zu jeder Seite der Chordaanlage eine Reihe von Taschen entstehen, die sich dann wie die Chorda von dem unteren Keimblatt abschnüren (Fig. 10, 11). Die Wände dieser Taschen bilden das mittlere Keimblatt, das Mesoderm; der von ihnen begrenzte Hohlraum ist das primäre Coelom, wie es auf den Fig. 11, 12 u. 13, und zwar in Fig. 11 u. 13 auf Querschnitten durch die Larve, in Fig. 12 bei einer ganzen Larve dargestellt ist, die von links her bei durchfallendem Licht gezeichnet wurde. Chordaanlage, Mesoderm und Coelom bei Amphioxus.

Gliederung von Mesoderm und Coelom.

Das Mesoderm und mit ihm das Coelom gliedert sich wieder in einen dorsalen und einen ventralen Teil (Fig. 14). Nur der dorsale Teil behält die Gliederung bei. So entstehen die Ursegmente mit den Ursegmenthöhlen. Der ventrale Teil des Coeloms wird einheitlich; er stellt das definitive Coelom, die Leibeshöhle, dar. Diese ist zunächst paarig, später aber verschmelzen in einem großen Teil der Larve die rechten und linken Hohlräume ventral vom Darm. Der laterale Teil des das Coelom begrenzenden Mesoderms liegt als parietales Mesoderm dem Ektoblast an und bildet mit ihm die Körperwand, die Somatopleura, während die der epithelialen Anlage des Darmepithels anliegende Schicht das viscerale Blatt des Mesoderms bildet.

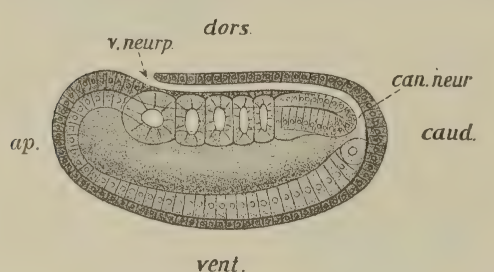


Fig. 12. Larve des Amphioxus von links bei durchfallendem Licht gezeichnet. *ap.* apikal (Kopfende), *caud.* caudal (Schwanzende), *dors.* dorsal (die Rückenseite), *vent.* ventral (die Bauchseite). Fünf Coelomdivertikel haben sich gebildet, dorsal von ihnen erkennt man den Boden der Medullarrinne. Die Medullarrinne ist bis auf eine Stelle am Kopfende, die man vorderen Neuroporus (*v. neurp.*) nennt, vom Ektoderm überwachsen. Schwanzwärts (*caud.*) steht die Medullarrinne durch den gleichfalls vom Ektoderm überwachsenen Canalis neurentericus (*can. neur.*) mit der Darmhöhle in Verbindung. Nach HATSCHEK.



Fig. 13. Querschnitt durch eine Amphioxuslarve, bei der die Medullarrinne vom Ektoderm überwachsen ist, und die sich beinahe zum Rohre geschlossen hat. In der Mitte des Schnittes liegen in dorsoventraler Richtung Medullarrinne, Chorda dorsalis und Darm übereinander. Rechts und links von Chorda und Darm ist je ein Coelomdivertikel getroffen. Nach HATSCHEK.

Das, was vom inneren Keimblatt nach der Abscheidung des Mesoderms und der Chorda übrig bleibt, nennen wir das definitive Entoderm, es ist zusammen mit dem visceralen Blatt des Mesoderms als Splanchnopleura zu bezeichnen.

Differenzierung des Ektoderms.

Während sich diese Entwicklungsvorgänge abspielen, hat die Differenzierung des Ektoderms weitere Fortschritte gemacht. Die Anlage des zentralen Nervensystems, die Medullarplatte, hat sich von der primitiven Epidermis gelöst und sich dann zur Medullarrinne eingefaltet (Fig. 9—11). Sie wird vom Schwanzende beginnend von der primitiven Epidermis überwachsen (Fig. 11—14). Erst nachdem die Überwachsung vollendet ist (Fig. 13—15), schließt sie sich zum Medullarrohr, das an seinem vorderen Ende durch eine Öffnung, den vorderen Neuroporus (*v. neurp.*), noch lange Zeit mit der Außenwelt in Verbindung steht. Bemerkenswert ist, daß bei dem Überwachsungsprozeß der Medullarplatte durch die primitive Epidermis auch der nun zu einer kleinen rundlichen Öffnung gewordene Blastoporus überwachsen wird. Diese Öffnung liegt an dem caudalen Ende der Medullarrinne und verbindet sie und später das Medullarrohr als Canalis neurentericus (*can. neur.*) mit dem Darm (Fig. 12 u. 15). Streckt sich dann die Larve und entstehen am vorderen Ende des Darmes der Mund und die Kiemenöffnungen, am hinteren Ende der After — Vorgänge, auf die hier im einzelnen nicht eingegangen werden soll —, so hat der junge Amphioxus ein Stadium erreicht, in dem er wohl als ein auf sein einfachstes Schema gebrachtes chordates Tier gelten kann. Die Vorgänge, welche ununterbrochen stattfinden mußten, um zu diesem Ziele zu führen,

sind ganz allgemein ausgedrückt, die Substanzzerklüftung durch Zellteilung, das ungleichmäßige Wachstum der einzelnen Teile und schließlich die histologische Differenzierung der Zellen und Zellkomplexe. Die Zellteilung vermehrt die Bausteine, aus denen das Tierchen aufgebaut ist; das ungleichmäßige Wachstum führt zur Veränderung der Gestalt, zu Einfaltungen und Einstülpungen; durch histologische Differenzierung passen sich die einzelnen Zellkomplexe den verschiedenen Aufgaben an, welche ein jeder an seiner Stelle für den Organismus zu leisten hat; wir könnten hier fast von einer Arbeitsteilung sprechen.



Fig. 14. Querschnitt durch eine Amphioxuslarve. In der Mitte des Schnittes liegen in dorso-ventraler Richtung Medullarrohr, Chorda dorsalis und Darm übereinander. Rechts und links von Medullarrohr, Chorda dorsalis und Darm liegen Coelomdivertikel. Da die Segmente des Amphioxus sich gegeneinander verschieben, sind die Segmente nicht an entsprechenden Stellen getroffen. Auf der linken Seite der Figur ist die Mitte eines Segmentes getroffen. Hier ist die Abgliederung des dorsalen Teils des Mesoderms bzw. Coeloms von dem ventralen noch nicht zu erkennen, wohl aber auf der rechten Seite der Figur, auf der die Randteile eines Coelomdivertikels getroffen sind. Nach Hatschek.

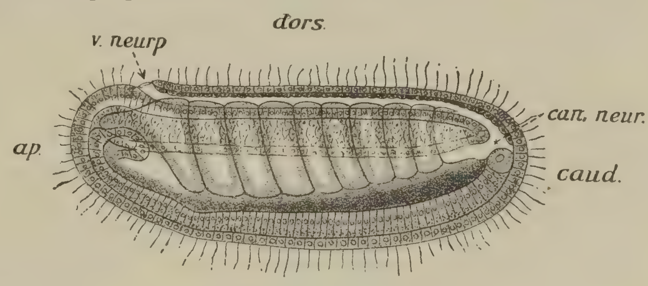


Fig. 15. Amphioxuslarve von der linken Seite bei durchfallendem Licht gezeichnet. *ap.* apical (Kopfende), *caud.* caudal (Schwanzende), *dors.* dorsal (Rückenseite), *vent.* ventral (Bauchseite). Die langen Flimmern der Epidermis sind dargestellt. Das Medullarrohr steht am Kopfende durch den vorderen Neuroporus (*v. neurp.*) mit der Außenwelt, caudal durch einen Canalis neurentericus (*can. neur.*) mit der Darmhöhle in Verbindung. Durch die Mesodermsegmente schimmert die ventrale Wand des Medullarrohres, die Chorda dorsalis und die dorsale Wand des Darms durch. Zählen wir, indem wir von den Mesodermsegmenten absehen, die verschiedenen Gebilde in der Mittte der Larve in dorso-ventraler Reihenfolge auf, so haben wir zu nennen: 1. die Flimmern tragende Epidermis der Rückenseite, 2. die dorsale Wand des Medullarrohres, 3. die ventrale Wand des Medullarrohres, 4. die Chorda dorsalis, 5 die dorsale Wand des Darms, 6. die ventrale Wand des Darms, 7. die Flimmern tragende Epidermis der Bauchseite. Nach Hatschek.

Bemerkenswert ist, daß im allgemeinen die Entwicklungsvorgänge in cranio-caudaler Richtung fortschreiten. Wenn wir also im Kopfende einer Larve die Coelomdivertikel und die Chorda schon abgeschnürt finden, können wir doch auf einem Schnitt weiter caudal das Coelom und die Chordarinne noch mit dem Urdarm in Verbindung treffen, und noch weiter caudal ist vielleicht noch gar keine Differenzierung des primären inneren Keimblattes aufgetreten. Die Fig. 16, 17 und 18 sollen das erläutern. Fig. 16 stellt eine Amphioxuslarve von links und caudalwärts dar. Die Epidermis ist von der linken Seite abgezogen, und man sieht Mesodermsegmente. Das Medullarrohr ist bis auf den vorderen Neuroporus (*v. neurp.*) geschlossen. Die Fig. 17 und 18 stellen dieselbe Larve mit unverletzter Epidermis dar. In Fig. 17 ist entsprechend der in Fig. 16 mit *a* bezeichneten Stelle das caudale Ende der Larve abgeschnitten, und man blickt auf einen der Fig. 13 ähnlichen Querschnitt. In Fig. 18 ist nur das allercaudalste Ende der Larve, entsprechend der in Fig. 16 mit *b* bezeichneten Stelle abgetragen, man sieht auf einen Querschnitt, welcher der Fig. 11 ähnelt. Auf Fig. 17 sehen wir die Chorda und die Coelomdivertikel abgegliedert, in

Fig. 18 steht die Chordarinne und stehen die Coelomdivertikel noch in Verbindung mit der Darmhöhle.

Vergleichung der Blastulae der Wirbeltiere.

Nach diesem allgemeinen Überblick wenden wir uns nun dazu, das Resultat der Furchung, das Keimbläschen oder die Blastula in den einzelnen Wirbeltierklassen genauer zu betrachten. Wir stellen hier neben die Blastula des Amphioxus (Fig. 19 = 1) die entsprechenden Stadien eines Amphibiums (Fig. 20), eines Knorpelfisches (Fig. 21), eines Reptils (Fig. 22) und eines Säugers (Fig. 23). Bei Fig. 21 muß man sich den großen Dotter ventral dazu denken. In der Fig. 22 A ist der Dotter zwar mit zur Darstellung gebracht, aber viel zu klein gezeichnet, die Verhältnisse bei Vögeln sind, weil sie ganz ähnlich

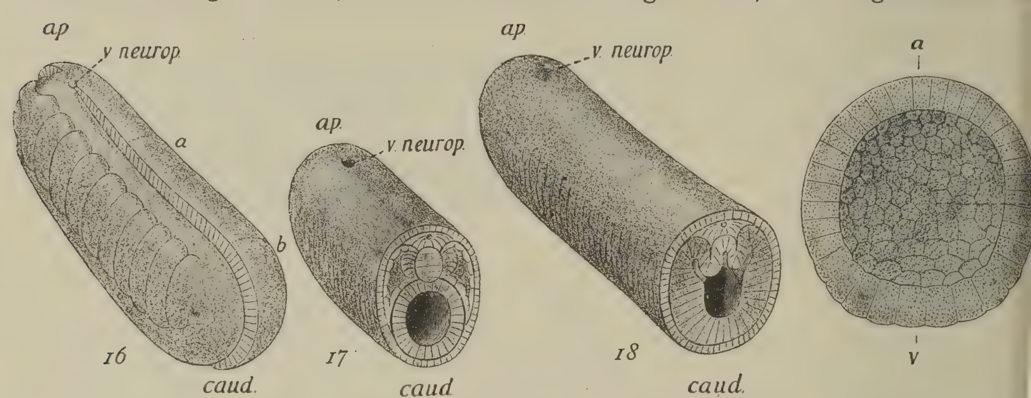


Fig. 16—18 stellen die gleiche Amphioxuslarve dar, bei der in Fig. 17 das caudale Ende entsprechend der Linie *a* in Fig. 16, in Fig. 18 das caudale Ende entsprechend der Linie *b* abgetragen ist. Auf Fig. 16 ist die Epidermis der linken Seite entfernt. Man sieht auf die Larve bzw. ihre cranialen Stücke von caudal und links. *ap.* apical (Kopfende), *caud.* caudal (schwanzwärts), *v. neurop.* vorderer Neuroporus.

Fig. 19. Keimblase (Blastula) des Amphioxus. *a* animaler, *v* vegetativer Pol, *FH.* Furchungshöhle. Nach HATSCHEK.

liegen wie bei den Reptilien, nicht bildlich dargestellt worden. Die Entwicklung der Cyclostomen, von denen die der Neunaugen, der Petromyzonten, sich im großen und ganzen den Verhältnissen bei den Amphibien annähern, die der Myxinoiden noch verhältnismäßig wenig bekannt sind, übergehen wir, ebenso die Verhältnisse bei den Dipnoern, Teleostiern und Ganoiden. Die jetzt gut bekannte Entwicklung der Dipnoer, der Lungenfische, ist in ihren wichtigen Anfangsstadien der Entwicklung der Amphibien außerordentlich ähnlich, der Entwicklung der Knochenfische (Teleostier) und der Ganoiden hat zwar viele Eigentümlichkeiten, läßt sich aber prinzipiell sehr wohl mit der Entwicklung der anderen Fische und der Entwicklung der Amphibien in Einklang bringen. Es würde aber hier zu weit führen, auch auf die Entwicklung dieser aberranten Zweige der Wirbeltiere einzugehen.

Amphibienblastula.

Betrachten wir nun zunächst die Blastula eines Amphibiums und vergleichen sie mit der des Amphioxus, so sehen wir den Unterschied zwischen den beiden Polen des Eies, dem animalen und dem vegetativen Pol, bei der Amphibienblastula sehr viel ausgeprägter. Die Zellen des vegetativen Poles sind groß und mit Dotter überladen, die des animalen klein, freilich auch nicht vollkommen dotterfrei. Die Furchungshöhle liegt exzentrisch, gegen den animalen Pol hin verschoben;

Einfluß des Dotters.

an ihrem Boden liegen die großen, dotterhaltigen Zellen, ihre Decke wird von den kleinen Zellen ge-

bildet, die in der Regel in mehreren Lagen angeordnet sind; seitlich findet ein allmählicher Übergang von den kleinen relativ dotterarmen in die großen, dotterreichen Zellen statt. Das sind alles Unterschiede, welche sich zwanglos

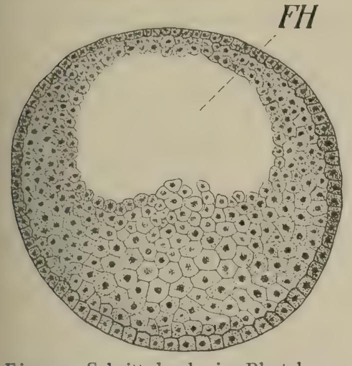


Fig. 20. Schnitt durch eine Blastula von Rana fusca. *FH* Furchungshöhle. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre.

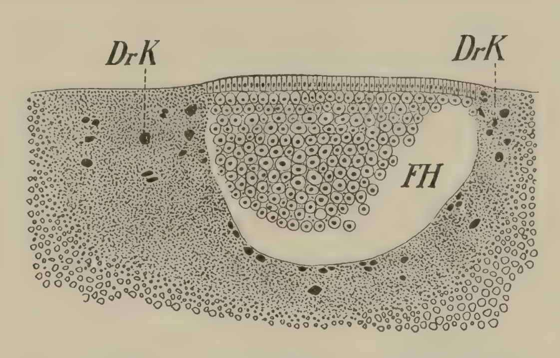
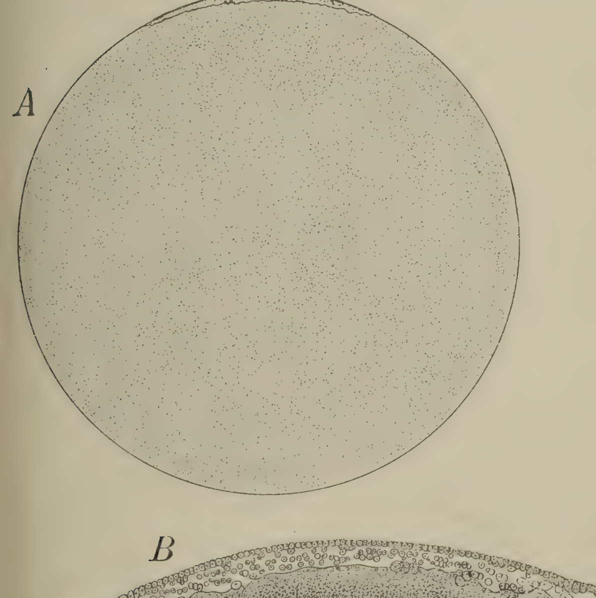


Fig. 21. Medianer Sagittalschnitt durch die Blastula eines Selachiers (Pristiurus). Rechts liegt das hintere Ende. *DrK* Dotterkerne, *FH* Furchungshöhle. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre.



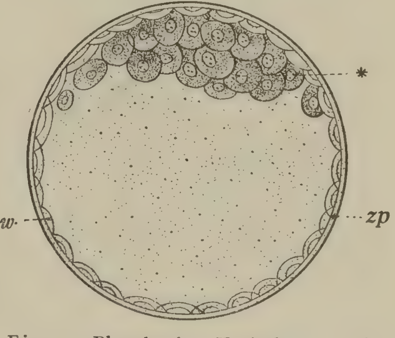
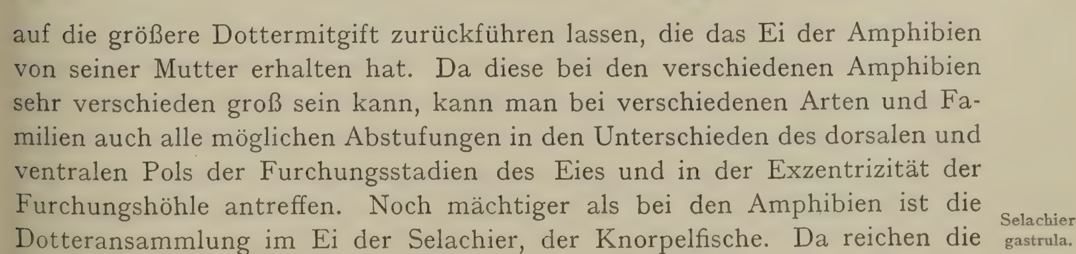
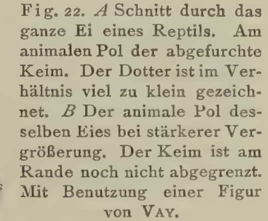


Fig. 23. Blastula eines Kaninchens. *w* einfache Wand der Keimblase (Trophoblast vgl. S. 379 ff.), * Haufen der Embryonalzellen. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach E. VAN BANEDEN.




Fig. 22. *A* Schnitt durch das ganze Ei eines Reptils. Am animalen Pol der abgefurchte Keim. Der Dotter ist im Verhältnis viel zu klein gezeichnet. *B* Der animale Pol desselben Eies bei stärkerer Vergrößerung. Der Keim ist am Rande noch nicht abgegrenzt. Mit Benutzung einer Figur von VAY.

auf die größere Dottermitgift zurückführen lassen, die das Ei der Amphibien von seiner Mutter erhalten hat. Da diese bei den verschiedenen Amphibien sehr verschieden groß sein kann, kann man bei verschiedenen Arten und Familien auch alle möglichen Abstufungen in den Unterschieden des dorsalen und ventralen Pols der Furchungsstadien des Eies und in der Exzentrizität der Furchungshöhle antreffen. Noch mächtiger als bei den Amphibien ist die Dotteransammlung im Ei der Selachier, der Knorpelfische. Da reichen die Selachiergastrula.

Kräfte der Zellteilung nicht hin, den größeren ventralen Teil des Eies in Zellen zu zerlegen. Der Boden der Furchungshöhle wird von einer nicht in Zellen zerlegten Masse gebildet, in der, besonders gegen den Rand des abgefurchten Keimes hin sich Kerne finden, von einem sogenannten Syncytium. Eigentlich ist die ganze unzerlegte Dottermasse mit diesen Kernen als ein solches Syncytium zu betrachten, das den Zellen am ventralen Pole der Amphioxus- und Amphibienblastula entspricht. Daß es die Übermenge des Dotters ist, welche diese Form der Blastula bedingt, bestätigt ein hübsches Experiment von O. Hertwig. Ändert man bei einem Froschei, das sich normalerweise ganz furcht, holoblastisch ist, die Verteilung des Dotters durch Zentrifugieren in der Weise ab, daß der Dotter ganz oder nahezu ganz an den vegetativen Pol geschafft wird, so nimmt das Froschei den meroblastischen Typus der Furchung an und seine Blastula erinnert an die der Eier, welche normalerweise meroblastische Furchung aufweisen.

Fig. 24. Blastula eines Amphibiums. (Rana fusca). Blick auf den vegetativen Pol.

Blastulae der Reptilien und Vögel.

Wenden wir uns nun von der Selachierblastula zu der der Reptilien (Fig. 22) und Vögel, so scheinen bei diesen Blastulae zunächst durchaus gleiche Verhältnisse vorzuliegen wie bei der Blastula der Selachier, der weitere Verlauf der Entwicklung ist aber so abweichend, daß doch Vorsicht bei der Vergleichung geboten erscheint. Vor allem darf die Furchungshöhle des Amphioxus-, Amphibien- und Selachiereies nicht ohne weiteres der Höhle in der Reptilien- und Vogelblastula verglichen werden, denn während die Furchungshöhle des Amphioxus, der Amphibien und der Selachier — auf besondere Verhältnisse bei Amphibien komme ich noch zurück — zu einem Spalt zwischen Ektoderm und Entoderm wird, geht die Höhle im Ei der Sauropsiden — unter diesem Namen faßt man Reptilien und Vögel zusammen — in die definitive Darmhöhle über. Was wir hier eben kurz für Reptilien und Vögel, die Sauropsiden, ausführten, gilt noch in viel höherem Grade von der sogenannten Blastula der Säuger, und wenn nicht später bei allen Wirbeltieren ein Stadium vorkäme, in welchem der beim Amphioxus geschilderte Chordatentypus mit fast schematischer Deutlichkeit hervorträte, würde man vielleicht den Versuch gar nicht wagen, die verschiedenen Entwicklungsreihen im einzelnen zu vergleichen.

Blastula der Säuger.

Bei der Blastula der Säuger wird es außerdem nötig sein, doch auch hier noch einmal ihre Vorstadien kurz zu besprechen und die abweichenden Typen im Säugerstamme selbst hervorzuheben.

Gastrulation bei Amphibien.

Verfolgen wir zunächst die Vorgänge, welche bei den Amphibien zur Bildung der Keimblätter führen. An der ausgebildeten Blastula des Frosches (Fig. 24) ist der animale Pol, der bei dem innerhalb seiner Hülle im Wasser befindlichen Ei nach aufwärts gekehrt ist, dunkel gefärbt, der vegetative weiß, unterhalb des Äquators gehen beide Färbungen allmählich ineinander über. Dieser Farbenunterschied wird durch ein körniges Pigment hervorgerufen, das sich in den oberflächlich gelegenen Zellen der animalen Halbkugel und bis über den Äquator hinüber vorfindet. Etwas unterhalb des Äquators sieht man kurze Zeit, nachdem die Blastula die Höhe ihrer Entwicklung erreicht hat,

eine Stelle, an der der dunkle und helle Farbenton sich scharf gegeneinander absetzen, und bei genauerem Zusehen erkennt man, wie hier ein feiner Spalt auftritt (Fig. 25). Dieser Spalt verlängert sich nach beiden Seiten und krümmt sich dabei nach der vegetativen Eihälfte hin (Fig. 26), bis schließlich ein vollkommener Kreis zustande kommt, der ein helles Feld umschließt (Fig. 24). Dieser Kreis wird allmählich kleiner und kleiner. Man bezeichnet ihn als Blastoporus, Urmund; daß er dem Blastoporus des Amphioxus nicht ganz ohne weiteres zu vergleichen ist, werden wir später sehen, wenn wir die kleinen Froschembryonen auf Schnitten untersuchen. An dem Urmund unterscheiden wir wie beim Amphioxus eine dorsale, eine ventrale und zwei seitliche Urmund- oder Blastoporuslippen. Das helle Feld, das im Bereiche des Urmunds zu sehen ist, nennt man den Dotterpfropf. Natürlich wird der Dotterpfropf ent-



Fig. 25—29. Gastrulationsstadien von Amphibieneiern teilweise mit Zugrundelegung der Modelle von FRIEDRICH ZIEGLER. In den Figuren 25—27 sieht man direkt auf den Blastoporus; in Fig. 28 und 29, bei denen die Anlage der Medullarplatte und der Medullarwülste aufgetreten sind, etwas von rechts her auf das caudale Ende der Embryonen.

sprechend der Verkleinerung des Urmundes kleiner und kleiner. Vor der dorsalen Lippe bildet sich die Medullarplatte (Fig. 28), die sich rechts und links bald zu den Medullarwülsten erhebt (Fig. 29). Die beiden Medullarwülste gehen vorn ineinander über und grenzen so das vordere Ende der zwischen den Medullarwülsten gelegenen Medullarrinne ab. Caudalwärts läuft die Medullarrinne gegen die dorsale Lippe des Blastoporus hin aus. Gelegentlich kann man hier an der Stelle, wo sie die dorsale Urmundlippe trifft, eine kleine Kerbe finden. Man wird geneigt sein, in dieser Kerbe einen Hinweis darauf zu sehen, daß sich der Blastoporus in cranio-caudaler Richtung durch Concrescenz schließt, entsprechend wie es Hatschek und Hertwig für den Amphioxus annehmen. Schnittbilder lassen freilich nichts von einer Nahtbildung erkennen; doch weisen sowohl die Ergebnisse operativer Eingriffe an den Rändern des Blastoporus, wie vor allem gewisse Hemmungsbildungen darauf hin, daß das Material zur Bildung der rechten und linken Seite des Körpers, abgesehen vom eigentlichen, primären Kopfgebiet in den Rändern des Blastoporus zu suchen ist. Unterbleibt nämlich, wie das gelegentlich vorkommt, oder wie man es auch durch experimentelle Eingriffe erzielen kann, der Verschluß des Blastoporus und die Inkorporierung des Dotterpfropfes (Fig. 30) — O. Hertwig hat solche Bildungen beim Frosche Spinae bifidae genannt —, so liegen in den Rändern des Urmundes Medullar- und Chordaanlagen und weiter peripher die Ursegmente. Schnitte durch solche Hemmungsbildungen geben Fig. 31 A u. 31 B. In Fig. 31 A, die einen Schnitt durch den Embryo der Fig. 30 vorstellt, hat sich das Mesoderm noch nicht in Ursegmente und ventrales Mesoderm gegliedert;

Urmundschluß bei Amphibien.

wir sehen jederseits von dem mächtigen Dotterpfropfe eine halbe Medullaranlage und unter dieser eine Chorda dorsalis, welche sich zwar abgerundet hat, aber nur einer halben Chorda entspricht. Fig. 31 B zeigt einen Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium einer ganz ähnlichen Mißbildung. Hier haben die halben Medullaranlagen sich auch abgerundet und jede hat sich für sich geschlossen. Das Mesoderm ist hier bereits gegliedert, jederseits ist ein Ursegment getroffen. Normalerweise ist aber, wenn die Medullarwülste sich erheben, der Urmund schon ganz klein geworden und der Dotterpfropf im Inneren des Eies verschwunden. Die Medullarwülste wachsen einander entgegen und vereinigen sich über der Medullarrinne miteinander. Das geschieht zuerst in der Gegend mittleren oder caudalen Hirnabschnittes. Machen wir in entsprechenden Stadien Querschnitte, so finden wir hier zuerst ein geschlossenes Medullarrohr (Fig. 32), während weiter vorn und weiter caudal sich noch eine Medullarrinne findet. Das Schema Fig. 32 mag eine Vorstellung davon geben. Die Stellen, an denen das Medullarrohr am längsten offen bleibt, liegen ganz am vorderen und am caudalen Ende des Embryo; wir nennen sie den vorderen und den hinteren Neuroporus, der caudale Neuroporus — das sei hier schon erwähnt — liegt nicht etwa am caudalen Ende der definitiven Rückenmarksanlage überhaupt; denn die caudalen Teile des Embryo werden durch einen Knospungsprozeß gebildet, der erst nach Verschluß des Medullarrohres einsetzt. Ganz eigenartig und wichtig ist das Verhalten der Medullarwülste und der Medullarplatte zum Blastoporus. Die caudalen Enden der Medullarwülste wachsen nämlich gegen die Seitenlippen des — wie schon hervorgehoben — ganz kleinen Blastoporus und (Fig. 28 u. 29) teilen diesen, indem sie schließlich miteinander verwachsen, in einen vorderen und in einen hinteren Abschnitt. Nur der vordere Abschnitt wird von den sich schließenden Medullarwülsten überwachsen und stellt, indem er nun das Medullarrohr mit dem Darm verbindet, einen Canalis neurentericus dar; der hintere Abschnitt wird zum After. Nicht immer bleibt während dieser Entwicklungsvorgänge der Canalis neurentericus durchgängig, und das gleiche gilt vom After. Man kann dann von einem neurenterischen Strang und wohl auch von einem Analstrang sprechen. Es ist das von untergeordneter Bedeutung. Das wichtige ist, daß bei den Amphibien, wenn nicht immer ein Canalis neurentericus, so doch, wo ein solcher fehlt, eine durchaus ihm vergleichbare Bildung vorkommt, und daß der After aus dem hintersten Bereiche des Urmundes hervorgeht, wenn sich auch das Lumen des Blastoporus nicht immer unmittelbar in das Lumen des Afters umbildet. Jedenfalls ist der After auf den Urmund, also mit auf das älteste Organ des Tierkörpers, zurückzuführen, während der definitive Mund eine sekundäre, vielleicht sogar tertiäre, verhältnismäßig neue Bildung ist.

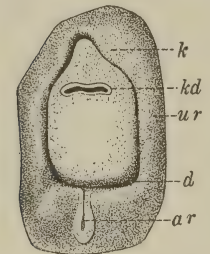


Fig. 30. Mißgebildeter Froschembryo mit hochgradiger Urmundspalte vom Rücken aus gesehen. *ar* Afterrinne, *d* Dottermasse, *k* Kopf, *kd* Eingang in die Kopfdarmhöhle, *ur* Urmundrand. Aus Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre.

Vorderer und hinterer Neuroporus.

Canalis neurentericus. After.

Herausbildung der äußeren Körperform bei Amphibien. Einfluß des Dotters.

Wenden wir uns jetzt der Herausbildung der äußeren Körperform bei Amphibien zu, so sehen die Embryonen zur Zeit des Medullarrohrschlusses

und schon vorher, je nach der Menge ihres Nahrungsdotters bei verschiedenen Amphibien recht verschiedenartig aus, selbst wenn ihre definitive Gestalt später eine recht ähnliche ist. Die Larve eines Frosches und die einer Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) mögen als Beispiel dienen (Fig. 33 A u. 33B).

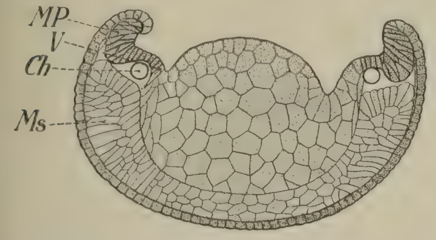


Fig. 31 *A*. Querschnitt durch das hintere Drittel des Rumpfes der in Fig. 30 abgebildeten Mißbildung. *Ch* Chorda dorsalis, *Ms* Mesoderm, *MP* Medullarplatte, *V* Verbindungsstelle der Medullarplatte mit dem Dotter. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach O. HERTWIG.

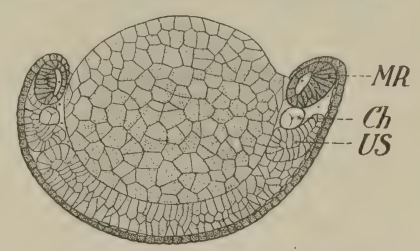


Fig. 31 *B*. Querschnitt durch das vordere Drittel des Rumpfes, im Bereich der Urmundspalte, einer Mißbildung von Rana fusca. *Ch* Chorda dorsalis, *MR* Medullarrohr, *US* Ursegment. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach O. HERTWIG.

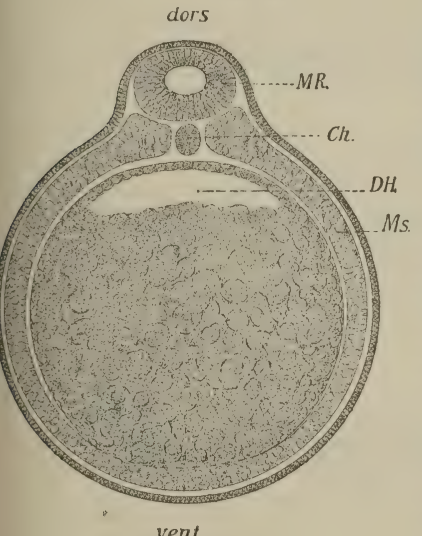


Fig. 32.

Fig. 32. Schematischer Querschnitt durch einen Amphibienembryo mit geschlossenem Medullarrohr. *dors* dorsal, *vent.* ventral, *Ch.* Chorda dorsalis, *DH.* Darmhöhle, *MR.* Medullarrohr, *Ms.* Mesoderm.

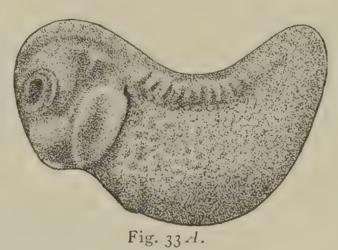


Fig. 33 *A*.

Fig. 33 *A*. Froschembryo mit Rückenkrümmung und Schwanzknospe von der linken Seite her gesehen. Man erkennt die Anlagen der Kiemenbogen. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach KOPSCH.



Fig. 33 *B*.

Fig. 33 *B*. Embryo der Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans). Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach KEIBEL.

Das Ei des Frosches erhält eine sehr viel geringere Dottermitgift als das Ei der Geburtshelferkröte. So wird zwar auch beim Froschembryo die Bauchseite durch den Dotter kugelig vorgetrieben, aber die Menge des Dotters genügt nicht, um ihm über die Gestaltung des Embryo die volle Herrschaft zu gewähren. Die Profillinie des Rückens erscheint konkav. Anders bei Alytes: bei ihm ist der ganze Embryo entsprechend der viel mächtigeren Dotterkugel gekrümmt. Sehr viel auffälliger als zwischen den Eiern des Frosches und denen der Geburtshelferkröte ist der Unterschied an Dotterreichtum noch zwischen den Eiern verschiedener Urodelenarten — ich nenne als Beispiel dafür die Tritonen (Fig. 34 A) und Necturus (Fig. 34 B). Ganz besonders viel Dotter haben die Eier der blindschleichenartig gestalteten Gymnophionen. Hier macht sich der eigentliche Embryo sozusagen zeitweise vom Dotter selbständig; er scheint auf einer

Dotterkugel zu ruhen. So machen sich Verhältnisse geltend, wie wir sie später noch ausgeprägter bei den Selachiern und den Sauropsiden, d. h. den Repti-

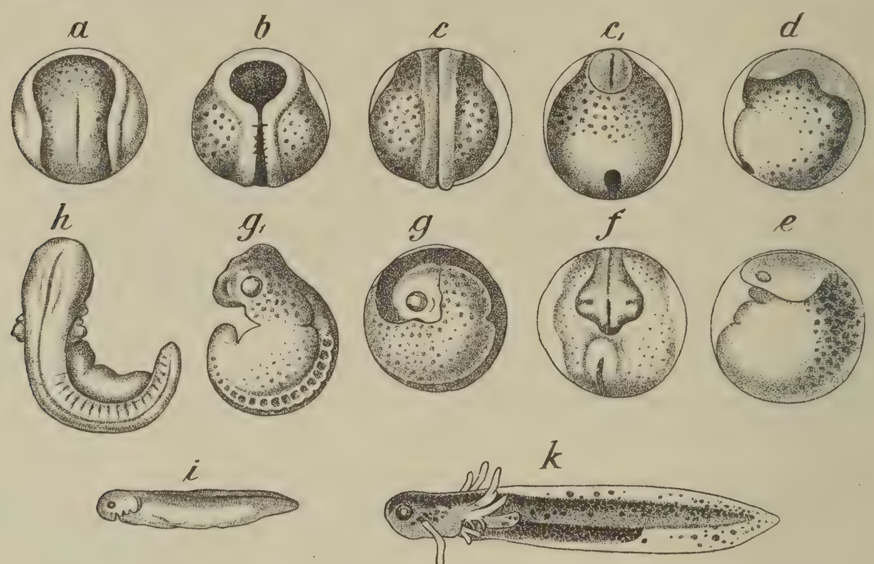


Fig. 34 *A*. Entwicklungsstadien von Triton alpestris. Aus Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre. Nach van Bambeke.

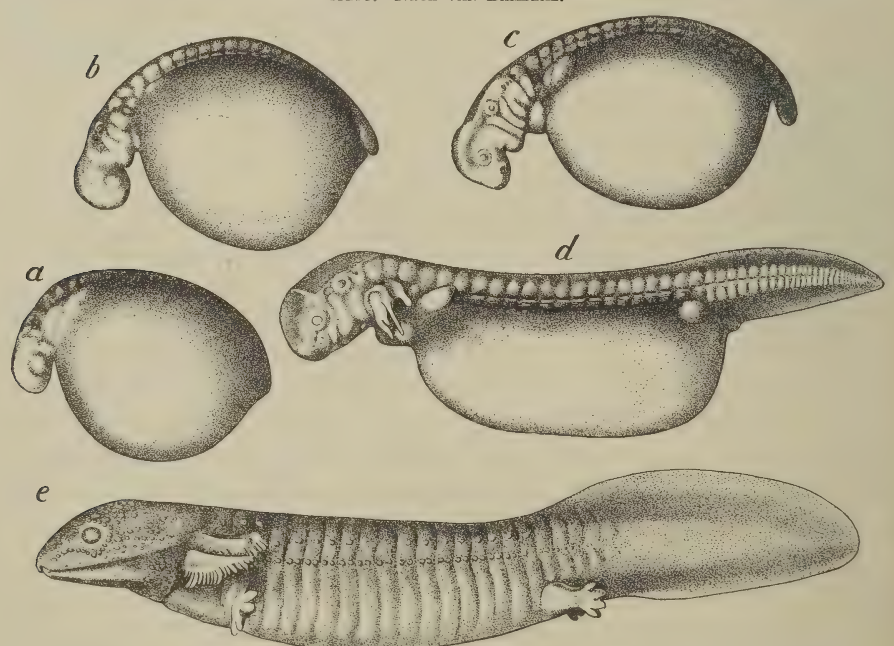


Fig. 34 *B*. Embryonen und Larven von Necturus maculatus (Menobranchus lateralis). Aus Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre. Nach Keibel.

lien und den Vögeln, kennen lernen werden. Immer aber tritt bald ein wenig früher, bald ein wenig später das Kopfende und das Schwanzende deutlicher und deutlicher hervor, und mehr und mehr erscheint dann der Dotter als ein Anhängsel des mittleren Embryonalgebietes. Vor und unter der durch die

Kopfanlage hervorgerufenen Hervorragung legt sich die Mundbucht an. Sie ist begrenzt durch den Vorderkopf und durch die Anlagen der Unterkieferbogen, an denen sich bald mehr bald weniger deutlich auch die Anlagen der Oberkieferfortsätze entwickeln. Die Unterkieferbogen und die caudal von ihnen gelegenen Substanzwülste, die Kiemenbogen, sind bei dotterreicheren Eiern bereits zu erkennen, bevor das Kopfende sich als Ganzes deutlich abhebt (Fig. 33 B). Man nennt den ersten Kiemenbogen als Anlage des Unterkiefers den Unterkieferbogen oder Mandibularbogen, den zweiten Kiemenbogen wegen seiner Beziehung zum Zungenbein den Zungenbeinbogen oder Hyoidbogen, die caudal von ihm gelegenen die wahren Kiemenbogen. Beachtet man die Lageveränderungen der Kiemenbogen, so erkennt man, daß die Herausbildung eines freien Kopfendes nicht nur auf einem einfachen Vorwachsen des Vorderendes des Embryo beruht, sondern wesentlich auf einem Abfaltungsvorgange. Die Entwicklung eines besonderen Saug- und Haftapparates bei manchen Amphibien sei nur erwähnt, weil er bei unseren gewöhnlichen Fröschen gut entwickelt und leicht zu beobachten ist. Er beeinflußt hier zeitweise das Bild des vorderen Körperendes nicht unwesentlich, um später, wenn er eine Zeitlang als larvales Organ gedient hat, spurlos zu verschwinden.

Mundbucht.

Kiemenbogen.

Saug- und Haftapparat.

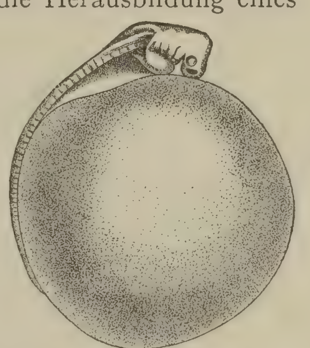


Fig. 34 *C*. Embryo von Hypogeophis rostratus, einer Blindwühle. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach BRAUER.

Kiemen.

Auf den wahren Kiemenbogen erscheinen, nachdem sie deutlicher geworden sind, kleine Knöpfchen, die zu den Fäden der äußeren Kiemen auswachsen. Diese zarten Gebilde werden beim Froschembryo später vom caudalen Rande des Hyoidbogens überwachsen und dadurch geschützt und zugleich der Betrachtung von außen her entzogen. Die Höhle, in welcher sie liegen, bleibt nur durch eine kleine Öffnung mit der Außenwelt in Verbindung, um dem Wasser Abfluß zu gestatten, das der Atmung gedient hat. Inzwischen hat sich nämlich der Darm in der Tiefe der Mundbucht geöffnet und zwischen den Anlagen der Kiemenbogen sind Ausbuchtungen des Darms, die Kiementaschen, mit den Furchen zwischen den Kiemenbogen, den Kiemenfurchen, in Verbindung getreten. Nebenbei sei noch erwähnt, daß sich auch bei den Amphibien, solange die Körperdecken noch dünn sind, manche im Inneren gelegene Organanlagen auf der Oberfläche geltend machen können. So kann man nicht nur die Ursegmente, sondern auch die Vorniere und den Vornierengang bei der Betrachtung von außen erkennen.

Rumpfschwanzknospe.

Eine ausführlichere Würdigung soll dann noch die Rumpfschwanzknospe finden. Die Hervorragung, welche das caudale Ende des Embryo ausmacht, enthält, wenigstens in ihren dorsalen Bezirken, zunächst noch Gebiete, die später dem Rumpfe angehören. Während ventral die an ihrer Wurzel gelegene Analanlage schon frühzeitig eine Grenze gegen den Rumpf ergibt, bleibt die Grenze zwischen Rumpf und Schwanz dorsal längere Zeit unsicher und kann nur mehr oder weniger willkürlich bestimmt werden. Daß der Schwanz-

anlage nicht nur dorsale Elemente angehören, wie man wohl gemeint hat, ergibt sich daraus, daß den Amphibien, wie allen Wirbeltieren bis zum Menschen aufwärts, eine Darmanlage im Schwanzgebiet zukommt, der Schwanzdarm.

Schwanzdarm.

Da wir hier im allgemeinen den Frosch, bei dessen Embryonen ja jeder viele der erwähnten Verhältnisse leicht nachprüfen kann, unserer Beschreibung zugrunde gelegt haben, muß auch noch seiner Metamorphose gedacht werden. Aus dem fischähnlichen Geschöpf mit dem langen Ruderschwanz, das der Volksmund als Kaulquappe bezeichnet, wird zu gegebener Zeit ein lungenatmendes, vierbeiniges Wesen, das auch seinen Schwanz sehr bald einbüßt und nun erst ein amphibisches Leben führt.

Metamorphose der Amphibien.

Haben wir so in großen Zügen die Körperausgestaltung eines Amphibiums verfolgt, so wollen wir jetzt unsere Kenntnisse vertiefen. Den äußeren Veränderungen entsprechen natürlich während der ganzen Entwicklung und besonders auch bei der Metamorphose wichtige im Inneren des Körpers. Wir wollen zunächst denen bei der Metamorphose hier einige Worte widmen, uns dann aber zu den grundlegenden Vorgängen wenden, welche in den frühen Zeiten der Entwicklung stattfinden. Schon der Verlust des Schwanzes ist nicht etwa nur ein äußerer Vorgang. Der Schwanz wird nicht abgeworfen, er wird resorbiert und sein Material im Interesse des kleinen Tieres verwendet. Noch mehr tritt der innerliche Charakter hervor bei der Anpassung des Blutkreislaufes an die Lungenatmung und vor allem bei der Umgestaltung, ja man kann sagen, dem Umbau des Darmes.

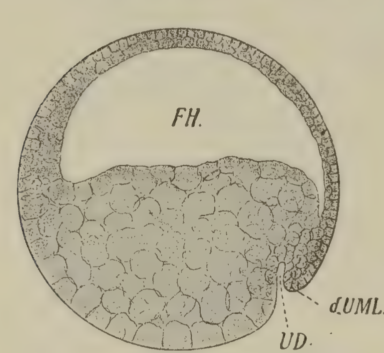


Fig. 35 *A*. Medianer Sagittalschnitt durch ein Froschei in frühem Gastrulastadium. *d.UML.* dorsale Urmundlippe, *FH.* Furchungshöhle, *UD* Urdarm.

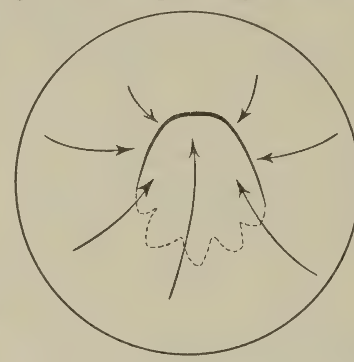


Fig. 35 *B*. Gastrula eines Axolotls, in der durch Pfeile die Richtungen der Zellbewegungen angedeutet sind. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach KOPSCH.

Innere Vorgänge bei der Gastrulation.

Doch wenden wir uns jetzt zu den frühen Stadien zurück, in denen der Urmund, sozusagen das erste Organ des werdenden Tieres, sich bildet. Man hat die Vorgänge, welche in diesen frühen Entwicklungsstadien vor sich gehen, dadurch aufgedeckt, daß man die Eier und Embryonen in Reihen feiner Schnitte zerlegte, und aus diesen Schnitten nach verschiedenen Methoden das Verhalten der einzelnen Teile und des Ganzen wieder rekonstruierte. Auch hier werden schematische Abbildungen von Schnitten am besten Klarheit darüber geben, wie die Entwicklung verläuft.

Fig. 35 A stellt einen medianen Sagittalschnitt durch ein Ei dar, bei dem die Einstülpung des Urdarms eben begonnen hat. *d.UML* ist die dorsale Urmundlippe; eine ventrale Urmundlippe ist noch nicht vorhanden. Man

kann zeigen, daß sich um die dorsale Urmundlippe Zellen in das Innere des Eies hineinschieben und dort verschwinden, und daß die dotterüberladenen Zellen der ventralen Eihemisphäre dem Urmundfelde zuströmen. Fig. 35B gibt ein Schema dieser Verhältnisse nach Kopsch, in dem die Richtung der Zellbewegungen durch Pfeile angedeutet ist. Vom Urdarm ist nur ein kleiner, dorsaler Teil gebildet (*UD*). Die Furchungshöhle (*FH*) ist durch die eingestülpten Zellen bis dahin noch kaum eingeengt worden. Eine definitive Abgrenzung eines äußeren und eines inneren Keimblattes ist noch nirgends gegeben, weil selbst um die dorsale Urmundlippe herum ja ein Einwandern von Zellen in das Gebiet des Urdarms stattfindet. Immerhin wird man die bereits eingestülpten, den ersten Anfang des Urdarms begrenzenden Zellen schon als Entodermzellen betrachten dürfen und jedenfalls ebenso die im Inneren des Eies gelegenen dotterüberladenen Zellen. Beide Zellkategorien dürften im wesentlichen nur Epithelien des Darms und der Darmdrüsen entstehen lassen, wenn das auch für die Zellen, welche an die dorsale Urmundlippe grenzen, nicht ganz sicher ist. Ektodermzellen sind ihrer prospektiven Bedeutung nach die Oberflächenzellen in einiger Entfernung von der dorsalen Urmundlippe bis weit abwärts gegen die weiße Hemisphäre hin.

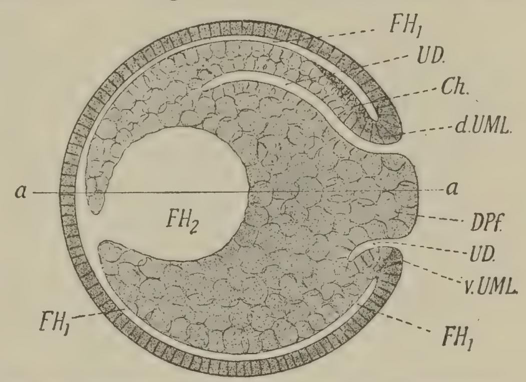


Fig. 36. Medianer Sagittalschnitt durch eine Froschgastrula, bei der sich auch die ventrale Urmundlippe gebildet hat. *Ch.* Chorda dorsales, *DPf.* Dotterpfropf, *d.UML.* dorsale Urmundlippe, FH_1 und FH_2 Reste der Furchungshöhle, *UD.* Urdarm, *v.UML.* ventrale Urmundlippe, *a—a* deutet die Lage des in Fig. 37 wiedergegebenen Schnittes an. (Schema.)

Vergleichen wir mit dem eben betrachteten nun einen medianen Sagittalschnitt durch ein Stadium, in welchem sich der ganze Rand des Urmundes gebildet hat (Fig. 36). Wir sehen jetzt auch die ventrale Urmundlippe (*v. UML*). Während diese noch primitive Verhältnisse darbietet, sind an der dorsalen Urmundlippe Veränderungen eingetreten. Zunächst sei hervorgehoben, daß auch, nachdem keine Einstülpung von Zellen um sie herum mehr stattfindet, eine scharfe Grenze von Ektoderm und Entoderm an der dorsalen Urmundlippe nicht gegeben ist. Wir haben an ihr eine Indifferenzzone, von der aus Ektoderm und Entoderm und alsbald auch eine zwischen beiden gelegene Zellschicht entstehen. Diese mittlere Keimschicht wird gerade an der Stelle, an der ihre Anlage hier im Schnitte getroffen ist, zur Chorda dorsalis, die wir schon beim Amphioxus als primitives ungegliedertes Achsenskelett kennen gelernt haben. Rechts und links davon läßt sie das paarige Mesoderm entstehen. Die wichtigsten Beziehungen, welche die Chorda dorsalis alsbald zum Entoderm gewinnt, noch mehr aber ihre ja schon besprochene Entwicklung bei Amphioxus haben dazu geführt, daß man sie vielfach allgemein als einen Abkömmling des Entoderms auffaßt; unsere weiteren Betrachtungen werden zeigen, daß die Verhältnisse nicht so einfach liegen.

Chorda dorsalis.

Die Tiefe des Urdarms hat bedeutend zugenommen. Am tiefsten ist er im Bereich der dorsalen Urmundlippe; von dort nimmt er nach rechts und links allmählich an Tiefe ab und ist im Bereich der ventralen Urmundlippe ein seichter, enger Spalt. Ob die Ausdehnung der Urdarmhöhle allein der im Bereiche des Urmundes erfolgenden Einstülpung zuzuschreiben ist, oder ob auch Spaltungsvorgänge im Bereiche des Entoderms vorliegen, darüber sind die Meinungen noch geteilt und darüber werden bei verschiedenen Amphibien verschiedene Angaben gemacht. Fast scheint die Menge des Nahrungsdotters dabei eine Rolle zu spielen, und es scheinen bei größerer Dottermenge die Aufspaltungen ausgedehnter zu sein. Gleichzeitig mit der Tiefe des Urdarms nimmt, wenn wir die Urmundlippe von der Mitte aus nach rechts und links verfolgen, auch die Bildung des Mesoderms ab; im Gebiet der ventralen Urmundlippe ist noch kein Mesoderm vorhanden. Ein in anderer Richtung durch das Ei gelegter Schnitt wird uns das veranschaulichen (Fig. 37); doch wenden wir, bevor wir diesen betrachten, unsere Aufmerksamkeit noch der Furchungshöhle zu, wie sie in Fig. 36 dargestellt ist. Der Rest der Furchungshöhle besteht erstens aus einem feinen Spalt, der zwischen Ektoderm und Entoderm liegt (FH_1) und zweitens aus einem Abschnitt (FH_2), der mehr oder weniger tief zwischen die dotterbeladenen Zellen des Entoderms eingesenkt ist. Dieser letztere Teil der Furchungshöhle (FH_2) kann, und das ist theoretisch interessant, entweder verschwinden oder aber die Entodermschicht, welche ihn von der Urdarmhöhle trennt, verdünnt sich mehr und mehr und reißt schließlich durch. In diesem Falle trägt ein Teil der Furchungshöhle zur Vergrößerung der Urdarmhöhle bei. Diese Vorgänge zeigen, daß der kurz zuvor erwähnten Streitfrage, ob die Urdarmhöhle allein durch Einstülpung entsteht, oder sich auch noch durch Spaltbildung im Bereich des Entoderms vergrößert, keine allzugroße theoretische Bedeutung zukommt. Es kommt beim Urdarm mehr darauf an, von welchen Zellen er gebildet wird, als darauf, wie diese sich zum Hohlraum gestalten. Besonders beim Wirbellosen läßt sich dieser Satz durch viele Beispiele belegen. Hier entsteht das Entoderm, und zwar bei im System nahestehenden Tieren bald durch Invagination, bald durch Immigration oder durch Delamination.

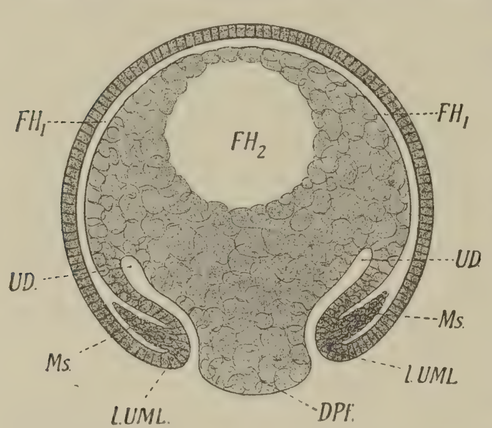


Fig. 37. Schnitt durch die lateralen Urmundlippen einer Froschgastrula (Schema). Die Lage des Schnittes ist in Fig. 36 als Linie *a—a* eingetragen. *DPf.* Dotterpfropf, FH_1 und FH_2 Reste der Furchungshöhle, *l. UML.* laterale Urmundlippe, *Ms.* Mesoderm, *UD.* Urdarm.

Bedeutung der Urdarmhöhle.

Betrachten wir jetzt Fig. 37. Diese stellt einen Schnitt durch das gleiche Amphibienei dar, nur senkrecht zu der Schnittebene der Fig. 36, derart, daß er durch die beiden lateralen Blastoporuslippen geht und im allgemeinen das Ei in eine dorsale und ventrale Hälfte teilt. Wir sehen da die

quergeschnittenen beiden lateralen Urmundlippen (*l. UML*) mit ihren Indifferenzzonen, zwischen Ektoderm und Entoderm, von denen die mittlere Keimschicht, das Mesoderm (*Ms.*), seinen Ursprung nimmt. Rechts wie links zu beiden Seiten des Dotterpfropfes (*DPf.*) gelangt man in den Urdarm (*UD*), der hier weniger tief als im Bereiche der dorsalen Urmundlippe, aber tiefer als in dem der ventralenUrmundlippe ist. Die Furchungshöhle ist zweimal getroffen; beide Teile stehen, wie der mediane Sagittalschnitt zeigt, noch miteinander in Zusammenhang; der spaltförmige Teil ist mit FH_1 bezeichnet, der andere FH_2 erscheint bei dieser Schnittrichtung rings von dotterbeladenen Entodermzellen umgeben.

Betrachten wir nun ein älteres Stadium, und zwar ein solches, bei dem sich der Urmund bereits stark verkleinert hat und die Anlagen der Medullarwülste deutlich geworden sind, und denken uns durch einen solchen Embryo (Fig. 38A) einen Schnitt senkrecht zu seiner Längsachse entsprechend der Linie *a—a* gelegt. Die Ebene dieses Schnittes würde auch senkrecht zu den Ebenen der in den Fig. 36 und 37 dargestellten Schnitten liegen. Das äußere Keimblatt (*Ekt.*) sehen wir hier in die Anlage der primären Epidermis und in die Anlage der Medullarplatte gegliedert. In der Mitte der Medullarplatte liegt die Medullarrinne (*MRi.*), die rechts und links von den Medullarwülsten (*MW*) begrenzt wird. In der Medullarplatte ist die Anlage des gesamten Nervensystems enthalten, sowohl die des Rückenmarkes und des Gehirns als die des Sympathicus und der peripheren Nerven, und zwar nicht nur die Anlage der Nervenzellen und der von ihnen ausgehenden Fortsätze und Fasern, sondern auch die des eigentümlichen Stützgewebes des zentralen Nervensystems, der Neuroglia, und der Schwannschen Scheiden der Nervenfasern. Entfernt man in diesem, oder in einem etwas älteren Stadium die Medullarplatte, oder das aus ihr entstehende Medullarrohr, so kann sich der Embryo unter gewissen Bedingungen doch weiter entwickeln, es entsteht dann aber eine nervenlose Bildung. Unter der Mitte der Medullarplatte liegt die Anlage der Chorda dorsalis (*Ch.*). Die Chordaanlage ist jetzt in das Entoderm (*En.*), welches die Decke des Darms (*D*)

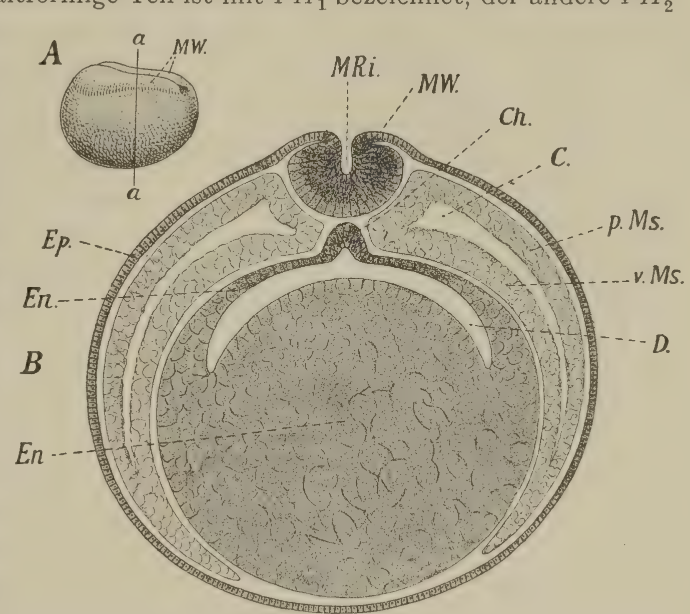


Fig. 38 *A* und *B*. Schemata. *A* Amphibienembryo, in den die Schnittrichtung und -stelle von Fig. 38 *B* als Linie *a—a* eingetragen ist. *MW* Medullarwülste. *B* Schnitt durch den Amphibienembryo 38 *A* entsprechend der Linie *a—a*. *C.* Coelom, *Ch.* Chorda dorsalis, *D.* Darm, *En.* Entoderm, *Ep.* Epidermis, *MRi.* Medullarrinne, *MW.* Medullarwulst, *p.Ms.* parietaler Mesoblast, *v.Ms.* visceraler Mesoblast.

Die Medullarplatte.

Die Chorda dorsalis.

bildet, eingeschaltet, und das Lumen der Darmanlage setzt sich in eine Rinne auf der Chordaanlage fort. Die Darmhöhle ist direkt aus der Lichtung des Urdarms entstanden. Während ihr Dach dünn ist und aus einer Reihe kleinerer, feinere Dotterkörner enthaltenden Zellen besteht, wird ihr Boden von großen, mit groben Dotterkörnern erfüllten Zellen gebildet, welche gehäuft übereinander liegen. Rechts und links finden wir in dem Raum, welcher von der Medullaranlage und der primitiven Epidermis auf der einen und von der Chordaanlage und dem Entoderm auf der anderen Seite begrenzt ist, jederseits das mittlere Keimblatt, das Mesoderm (*Ms.*). Es steht auf diesem Schnitt weder mit der Chordaanlage noch mit dem Entoderm in Verbindung, wohl aber ist das auf Schnitten weiter caudalwärts, gegen den Urmund hin der Fall. In dem Mesoderm entsteht ein Spalt, der zum primitiven Coelom (*C*) wird, und ihn in ein parietales und ein viscerales Blatt gliedert (*p. Ms.* und *v. Ms.*). Eine Verbindung dieses Spaltes mit der Darmhöhle, dort wo die Mesodermanlage einerseits an die Chorda, andererseits an das Entoderm stößt, läßt sich auch auf weiter caudalgelegenen Schnitten mit Sicherheit nicht nachweisen, doch glauben angesehene Forscher Spuren einer solchen gesehen zu haben. Nehmen wir eine deutliche Verbindung des primitiven Coeloms mit dem Darm an, so würden wir ein Bild erhalten, wie ich es in Fig. 39 gebe. Ich brauche nur auf Fig. 10 zu verweisen, welche einen Schnitt durch einen Amphioxusembryo darstellt, um die theoretische Bedeutung unserer Konstruktion augenfällig zu machen. Wir haben in Fig. 39 in der dorsalen Wand des Darms Bildungen, welche der Chordarinne und den beiden Coelomdivertikeln des Amphioxus durchaus vergleichbar erscheinen. Ein solcher Vergleich ist auch sicherlich gerechtfertigt; freilich liegen die Verhältnisse nicht so einfach, wie es auf den ersten Blick erscheint, und wie man lange geglaubt hat. Hier hebe ich nur hervor, daß die Chorda bei den Amphibien wohl nicht primär in das Entoderm eingeschaltet ist, daß eine deutliche Verbindung der primären Coelomhöhle mit der Darm- bzw. Urdarmhöhle sich nicht nachweisen läßt, und daß, was noch wichtiger ist, das Mesoderm zunächst nicht von der dorsalen Wand des Darms, sondern von den Urmundlippen aus seine Entstehung nimmt. Verweilen wir einen Augenblick gerade bei letzterem Verhalten, so kann bei Amphibien das Mesoderm, das vom Urdarm aus entsteht, falls es überhaupt vorkommt, nur geringfügig sein gegenüber dem, das vom Urmundrande aus seinen Ursprung nimmt. Nennen wir das Mesoderm, soweit es vom

Die Darmhöhle.

Das Mesoderm und Coelom.

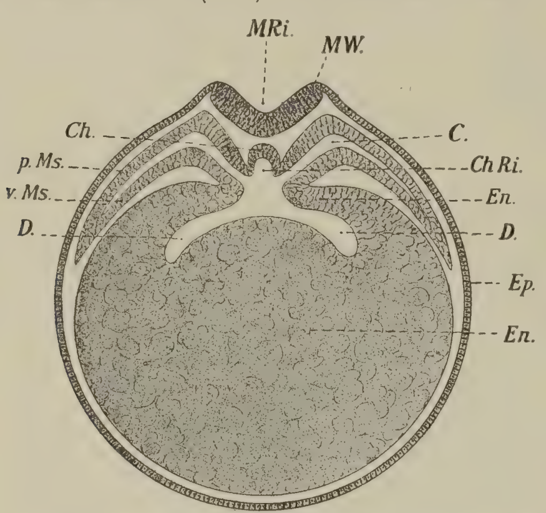


Fig. 39. Schema für die Entwicklung der Keimblätter bei Amphibien. *C.* Coelom, *Ch.* Chorda dorsalis, *ChRi.* Chordarinne, *D.* Darm, *En.* Entoderm, *Ep.* primitive Epidermis, *MRi.* Medullarrinne, *MW.* Medullarwulst, *p.Ms.* parietaler Mesoblast, *v.Ms.* visceraler Mesoblast.

Vergleich mit Amphioxus.

Urdarm aus entsteht, gastrales Mesoderm, das vom Urmund aus entstehende peristomales Mesoderm, so haben also die Amphibien wenig oder kein gastrales und viel peristomales Mesoderm. Der Amphioxus hat nur gastrales, kein peristomales Mesoderm. Ich komme auf diese Verhältnisse später zurück und betone hier zunächst nur noch, daß gastrales und peristomales Mesoderm unmittelbar ineinander übergehen und weiter, daß bei solchen Amphibien, bei denen richtiges gastrales Mesoderm vorkommt, die das Dach der Urdarmhöhle bildenden Zellen nicht alle eigentliche Entodermzellen sind, sondern daß auch Mesodermbildungszellen mit invaginiert wurden. Erst nachdem diese ausgeschieden sind, um das gastrale Mesoderm zu bilden, sind die übrigbleibenden Zellen das Bildungsmaterial für das Epithel des Darms und der Darmdrüsen.

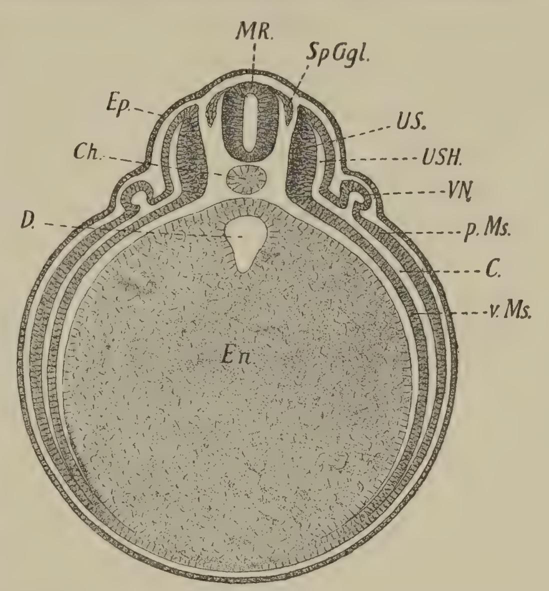


Fig. 40. Querschnitt durch die Ursegmentregion eines Amphibienembryo mit geschlossenem Medullarrohr (Schema). *C.* definitives Coelom, steht noch durch einen Spalt mit der Ursegmenthöhle in Verbindung. *Ch.* Chorda dorsalis, *D.* Darm, *En.* Entoderm, *Ep.* primäre Epidermis, *MR.* Medullarrohr, *SpGgl.* Spinalganglion, enthält auch die Anlage von sympathischen und sogenannten chromaffinen Zellen, sowie die Zellen für die Scheiden der Nervenfasern, welche man als Schwannsche Scheiden bezeichnet, *p.Ms.* parietales Blatt des Mesoderm, *US.* Ursegment, inneres Blatt, *USH.* Ursegmenthöhle, *v.Ms.* viscerales Blatt des Mesoderm, *VN.* Anlage der Vorniere bzw. des Vornierenganges.

Gliederung des Coeloms. Bildung der Ursegmente.

Ein in entsprechender Richtung wie Fig. 38 angelegter Schnitt durch einen älteren Embryo (Fig. 40) zeigt uns dann die Gliederung des Coeloms und die Bildung der Ursegmente. Gleichzeitig ist der Verschluß der Medullarrinne zum Medullarrohr zu verzeichnen. Die Chorda ist vom Darm abgegliedert. Ich brauche nur auf die Fig. 13 und 14 zu verweisen, um zu zeigen, wie sehr diese Vorgänge bei Amphibien den entsprechenden bei Amphioxus vergleichbar sind. Als eine Besonderheit der Amphibienentwicklung sei hervorgehoben, daß das viscerale Blatt des Mesoderms sich im ventralen Bereich sehr innig an das Entoderm anlegt, ja daß die Zellen beider sich gegenseitig zu durchwachsen scheinen. So ist eine Abgrenzung zwischen Mesoderm und Entoderm in diesem Gebiet zeitweilig unmöglich. Da nun gerade hier das Blut und die ersten Gefäße auftreten, ist es außerordentlich schwierig anzugeben, ob bei Amphibien der Ursprung des Blutes und der Gefäße auf das Mesoderm oder auf das Entoderm zurückzuführen ist, wie überhaupt die Entwicklung des Blutes ein überaus schwieriges und vielfach noch strittiges Gebiet bildet.

Entwicklung des Blutes.

Zur weiteren Erläuterung der besprochenen Entwicklungsvorgänge sollen dann noch drei mediane Sagittalschnitte dienen. Fig. 41 gibt den medianen Sagittalschnitt durch einen Embryo, bei dem sich das Medullarrohr erst im cranialen Bezirke geschlossen hat. Die dorsale und die ventrale Blastoporus-

lippe (*d. UML* und *v. UML*) sind einander stark genähert, der Dotterpfropf (*DPf.*) ist ganz klein geworden und im Begriff sich in das Innere zurückzuziehen.

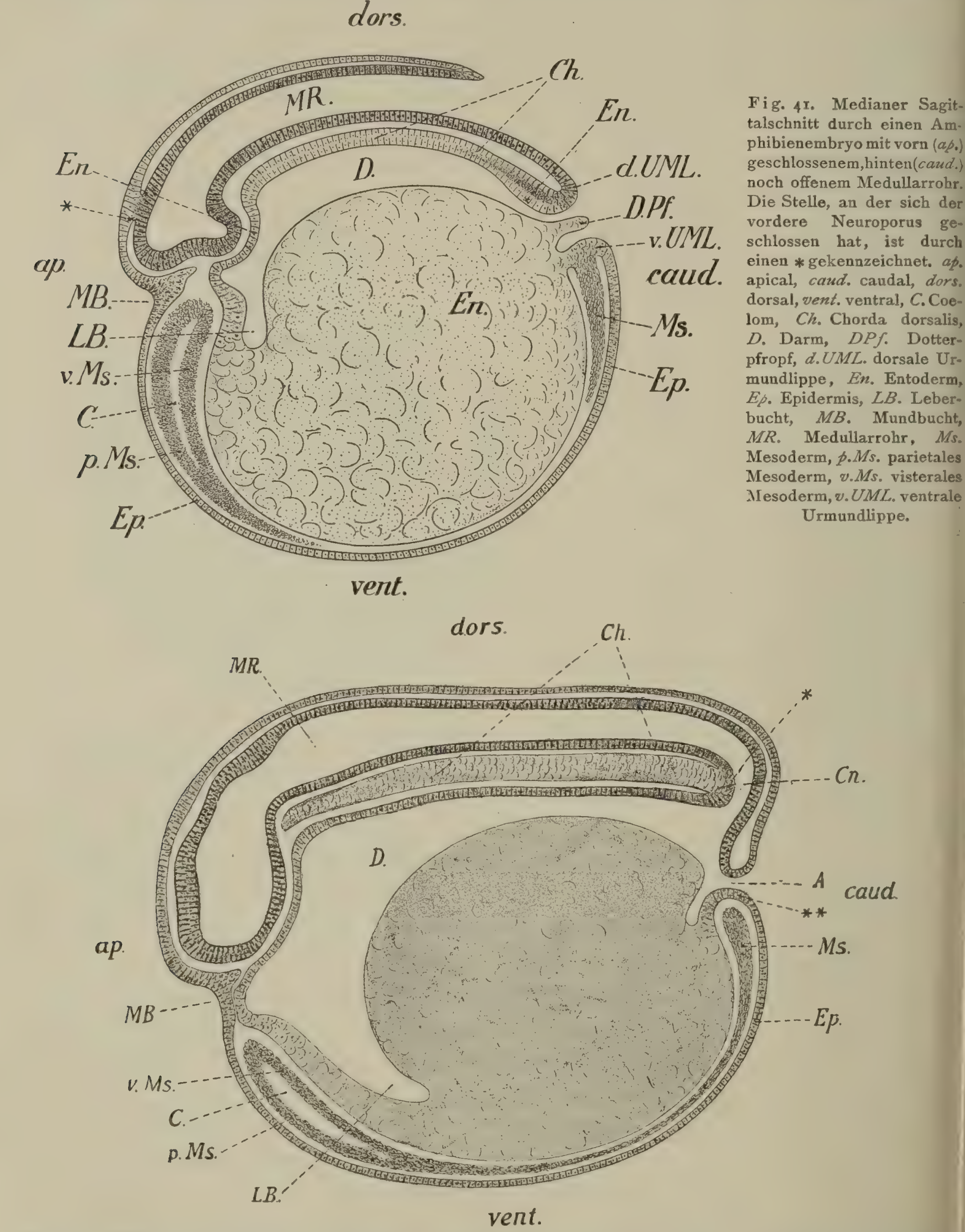


Fig. 41. Medianer Sagittalschnitt durch einen Amphibienembryo mit vorn (*ap.*) geschlossenem, hinten (*caud.*) noch offenem Medullarrohr. Die Stelle, an der sich der vordere Neuroporus geschlossen hat, ist durch einen * gekennzeichnet. *ap.* apical, *caud.* caudal, *dors.* dorsal, *vent.* ventral, *C.* Coelom, *Ch.* Chorda dorsalis, *D.* Darm, *DPf.* Dotterpfropf, *d.UML.* dorsale Urmundlippe, *En.* Entoderm, *Ep.* Epidermis, *LB.* Leberbucht, *MB.* Mundbucht, *MR.* Medullarrohr, *Ms.* Mesoderm, *p.Ms.* parietales Mesoderm, *v.Ms.* visterales Mesoderm, *v.UML.* ventrale Urmundlippe.

Fig. 42. Medianer Sagittalschnitt durch einen Amphibienembryo mit geschlossenem Medullarrohr. Die Stelle, welche der dorsalen Urmundlippe entspricht, ist durch einen *, die welche der ventralen Urmundlippe entspricht, durch ** gekennzeichnet. *A.* After, *Cn.* Canalis neurentericus. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 41.

Die Indifferenzzonen an der dorsalen und ventralen Urmundlippe lassen Mesoderm aus sich hervorgehen, das sich an der dorsalen Urmundlippe alsbald zur

Anlage der Chorda dorsalis (*Ch.*) formiert und sich als solche weiter cranial in das Entoderm (*En.*) einschaltet. Cranial stößt das Entoderm des Darms im Grunde der noch flachen Mundbucht (*MB*) an einer umschriebenen Stelle an das Ektoderm. Es ist dies die Stelle, an der sich später der Darm mit der Mundbucht in Verbindung setzt. Die zurzeit hier vorhandene nur aus Ektoderm und Entoderm bestehende Verschlußmembran nennt man die primäre Rachenhaut. Ventral sieht man am vorderen Ende des Darms eine Bucht, die zur Leberentwicklung in Beziehung steht und daher als Leberbucht bezeichnet wird (*LB*). An der Bauchseite der Larve findet sich noch nicht durchgehend Mesoderm zwischen dem Entoderm und der primitiven Epidermis.

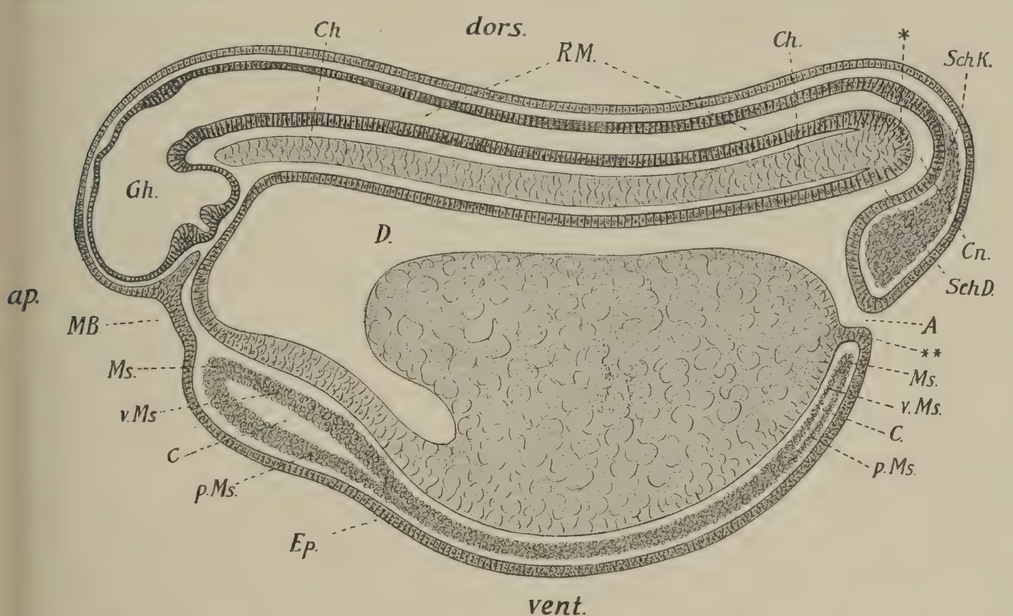


Fig. 43. Medianer Sagittalschnitt durch einen Amphibienembryo, dessen Medullarrohr sich in die Gehirn- und Rückenmarksanlage gegliedert hat. Die Schwanzknospe und ein Schwanzdarm sind im Entstehen. *Gh.* Gehirnanlage, *RM.* Rückenmarksanlage, *SchD.* Schwanzdarm, *SchK.* Rumpf-Schwanzknospe. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 41 bzw. 42.

In der Larve, deren medianen Sagittalschnitt die Fig. 42 darstellt, ist das Medullarrohr geschlossen. Wie wir schon besprochen haben, wurde durch die von rechts und links aufeinander zuwachsenden caudalen Enden der Medullarwülste der schließlich nur noch kleine Blastoporus in ein vorderes und in ein hinteres Stück aufgeteilt. Das vordere wird, wenn die Medullarwülste sich zum Medullarrohr schließen, mit überwachsen und stellt den Canalis neurentericus (*C. n.*) dar, d. h. einen Kanal, der das Medullarrohr mit der Darmhöhle verbindet, das hintere wird zum Anus (*A*). Im übrigen sind gegenüber der Fig. 41 keine wesentlichen Änderungen eingetreten. Dagegen zeigt nun Fig. 43 schon auf den ersten Blick nicht unwesentliche Fortschritte. Die Kopfgegend tritt deutlich hervor, und die Rumpfschwanzknospe (*SchK*) hat sich auszubilden begonnen. Der Gehirnabschnitt des Metullarrohres (*Gh.*) zeichnet sich durch seine stärkere Entwicklung und Differenzierung sowie durch sein größeres Lumen

bereits von dem Rückenmarksabschnitt (*RM*) aus. Der vordere Abschnitt des Gehirns grenzt sich durch eine Krümmung, die man als die Scheitelbeuge bezeichnet, von dem hinteren ab. Der Canalis neurentericus (*C. n.*) liegt immer am caudalen Ende des Medullarrohres, bis er schließlich obliteriert; er kann auch von Anfang an nur durch einen Zellstrang, den neurenterischen Strang, vertreten sein; so kommt beim Taufrosch (*Rana fusca*) ein neurenterischer Strang, bei der Unke (*Bombinator igneus*) ein Canalis neurentericus vor. Mit dem Auswachsen der Schwanzknospe entwickelt sich auch der Schwanzdarm (*SchD*), er reicht von der Einmündungsstelle des Canalis neurentericus in der Nähe der Schwanzspitze bis zum After (*A*); auch er kann durch einen lumenlosen Strang von Zellen vertreten sein. Wichtig ist, daß im Bereich des Canalis neurentericus bzw. des neurenterischen Stranges dort, wo die Chorda (*Ch.*) wurzelt, in der Schwanzknospe für längere Zeit ein Gebiet bestehen bleibt, auf dem die Zellen der drei Keimblätter in Verbindung bleiben, und das wir als eine Indifferenzzone bezeichnen können; das soll heißen als eine Zone, in der Zellen liegen, welche noch indifferent sind, also weder den Charakter von Ektoderm-, noch von Mesoderm- oder Entodermzellen angenommen haben. Entsprechende Verhältnisse finden wir an entsprechender Stelle bei allen Wirbeltieren bis zum Menschen einschließlich. Sie haben theoretische Bedeutung, indem sie auch für die Wirbeltiere auf einen Gegensatz zwischen dem vorderen Teil des Tieres, der durch primitive Entwicklungsvorgänge zustande kommt, und dem weiter caudal gelegenen hinweisen, der einem Sprossungsvorgang sein Dasein verdankt. Vergleiche mit den Würmern z. B., die natürlich zunächst nur als Analogien aufzufassen sind, liegen da auf der Hand. Außer der theoretischen Bedeutung kommt dieser Indifferenzzone in der Schwanzknospe aber auch eine mehr praktische zu. Sie erklärt die Tumoren im caudalen Ende der Wirbeltiere, welche durch das Vorkommen von Elementen aller drei Keimblätter den Charakter von Teratomen tragen.

Vergleich mit der Entwicklung des Amphioxus.

Vergegenwärtigen wir uns nun das, was wir von der Entwicklung der Amphibien erfahren haben, und vergleichen es mit der Entwicklung des Amphioxus, so ergibt sich, daß die Anfangsstadien und die Endstadien der Entwicklung, so weit wir sie in Betracht gezogen haben, ihre Unterschiede wesentlich dem Reichtum an Dotterbestandteilen verdanken und mit Berücksichtigung dieses Umstandes leicht aufeinander bezogen werden können. In den mittleren Stadien liegen die Verhältnisse nicht so klar. Es sind da vor allem die Unterschiede in der Entwicklung der Chorda, des Coeloms und des Mesoderms hervorzuheben.

Einfluß des Dotters.

So der, daß dem Amphioxus nur gastrales Mesoderm zukommt, den Amphibien wesentlich peristomales. Auch diese Unterschiede beruhen aber, wie wir später noch ausführlicher sehen werden, im wesentlichen auf dem relativen Dotterreichtum der Amphibieneier. Der Dotter erschwert und verlangsamt den Vorgang der Invagination, und so tritt die Mesodermbildung bei den Amphibien bereits ein, bevor die Invagination vollendet ist.

Selachier.

Verlassen wir jetzt die Amphibien und wenden uns zu den Selachiern, so kommen wir bei ihnen zu Tieren, deren Eier an Dotterreichtum selbst die

dotterreichsten Amphibieneier weit übertreffen. Die Eier sind vielfach nicht rund, sondern wurstförmig. Ein solches Ei von Scyllium canicula zeigt Fig. 44 nach einem Photogramm. Der Keim, der hier als eine kleine Scheibe auf dem mächtigen Dotter liegt, ist bereits über die ersten Entwicklungsstadien hinweg. Jedenfalls sind nicht nur eine obere und eine untere Keimschicht gebildet, sondern auch schon eine mittlere, Mesoderm, ist in Bildung begriffen. An dem rechten Rande des Keimes ist die Medullarplatte mit der Medullarrinne zu erkennen. Bei den Schematen, welche ich hier für die Entwicklung der Selachier geben werde, will ich von der besonderen Form der Eier, als theoretisch ganz nebensächlich, absehen und kugelig gestaltete voraussetzen. Auch werde ich vielfach nicht das ganze Ei, sondern nur seinen animalen Pol mit dem Keim und seiner

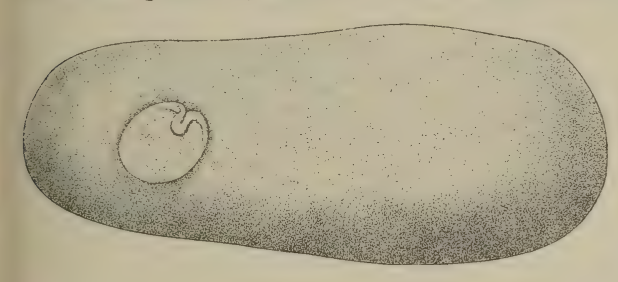


Fig. 44. Photographie des Eies eines Selachiers (Scyllium canicula). Aus O. Hertwigs Entwicklungsgeschichte. Nach O. Hertwig.

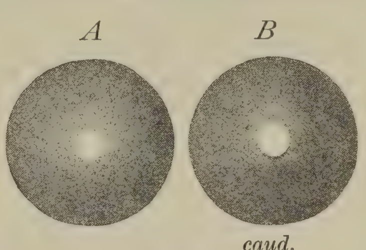


Fig. 45 *A* u. *B*. Schemata von Selachiereiern. *A* Ein Selachierei am Ende der Furchung. Ansicht vom animalen Pol. *B* Ein Selachierei am Beginn der Gastrulation in gleicher Ansicht. Der Dotter ist im Vergleich zum Keime lange nicht groß genug dargestellt.

nächsten Umgebung zur Darstellung bringen. Fig. 21 soll die Blastula eines Knorpelfisches im Durchschnitt zeigen. Der eigentliche Keim ist hier gegen den Dotter noch nicht scharf abgegrenzt. Fig. 45A würde ein solches Verhalten in der Aufsicht des unzerlegten Eies darstellen. Nach einiger Zeit beginnt sich nun an einer Stelle des Randes der Keim gegen den Dotter schärfer abzugrenzen (Fig. 45B) und, wenn wir an geeigneten Schnitten untersuchen, so erkennen wir Fig. 50A und B), daß diese scharfe Abgrenzung durch einen Einstülpungsvorgang hervorgerufen wird, wie die Abgrenzung der dorsalen Blastoporuslippe beim Ei der Amphibien. Und wie beim Ei der Amphibien schreitet nun auch hier die scharfe Abgrenzung des Keimes von der ersten Stelle ihres Auftretens nach rechts und links vor; dabei werden freilich die Einstülpungsvorgänge, je weiter wir uns von der Stelle ihres ersten Auftretens entfernen, immer undeutlicher. Aber auch beim Amphibienei nahm ja die Mächtigkeit der Einstülpung von der dorsalen Blastoporuslippe hin nach rechts und links mehr und mehr ab. Wir können nicht im Zweifel darüber sein, wir haben es auch hier mit einem Gastrulationsprozesse zu tun. Die Unterschiede sind, wie auf der Hand liegt, durch die Dottermenge bedingt. Während bei vielen Amphibien, beim Frosch z. B., die erste Stelle der Einstülpung, also die dorsale Blastoporuslippe, wenn wir den animalen Pol des Eies als oberen, den vegetativen als unteren Pol betrachten, unterhalb des Äquators liegt und der Dotterpfropf auch zur Zeit seiner mächtigsten Entwicklung nur einen Bruchteil der Eioberfläche einnimmt, ist hier

Die Gastrulation bei Selachiern.

Einfluß des Dotters.

der größte Teil des Eies dem Dotterpfropf zu vergleichen; der Urmund grenzt nur einen kleinen in der Nähe des animalen Poles gelegenen Teil der Eioberfläche als Keim von dem mächtigen Dotter ab. Trotzdem können wir die einzelnen Teile der Urmundlippen genau denen beim Amphibium homologisieren. Die Stelle des ersten Entstehens der Einstülpung ist der dorsalen Urmundlippe

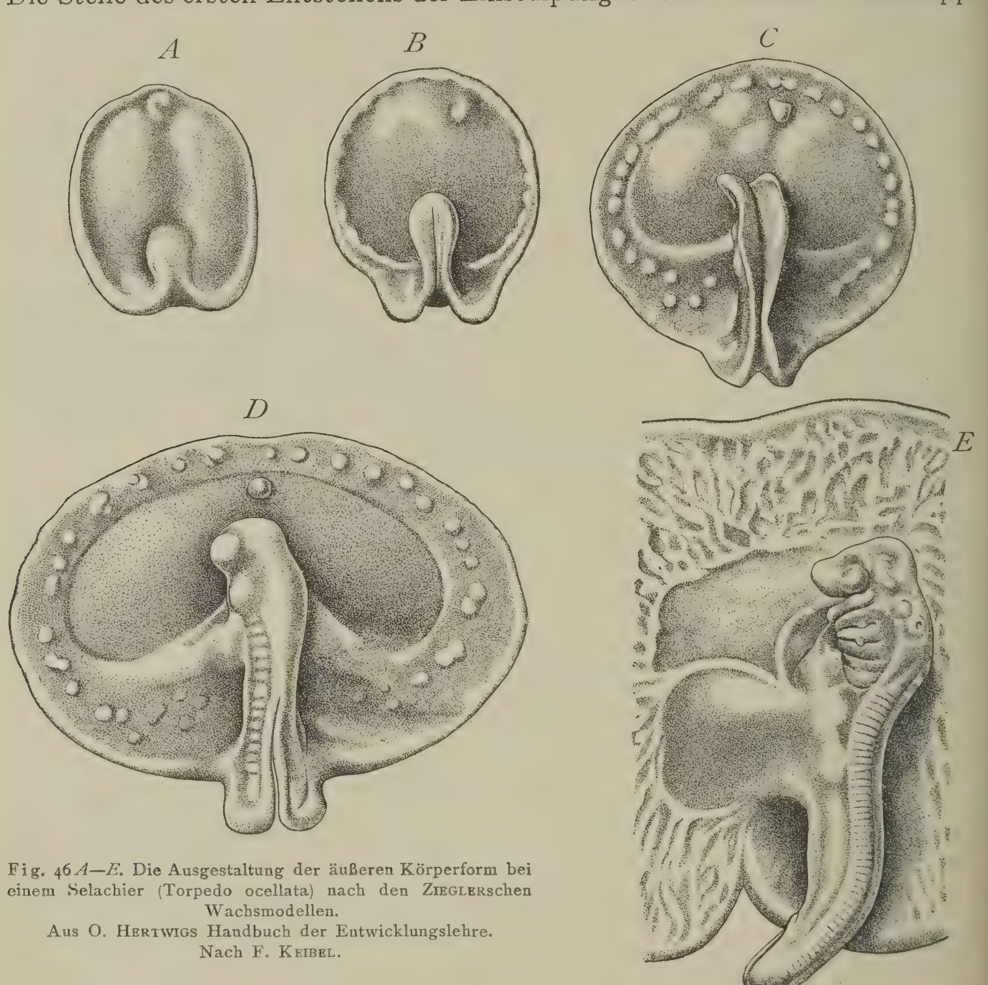


Fig. 46 *A—E*. Die Ausgestaltung der äußeren Körperform bei einem Selachier (Torpedo ocellata) nach den Zieglerschen Wachsmodellen.
Aus O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre.
Nach F. Keibel.

zu vergleichen und kann als solche bezeichnet werden; rechts und links haben wir die lateralen Urmundlippen, vorn die ventrale. Über das Auftreten und die äußere Ausgestaltung des Embryo geben die schönen Zieglerschen Modelle, welche ich hier als Fig. 46 A — E wiedergebe, Auskunft. Am Rande der Keimscheibe, dort wo die dorsale Blastoporuslippe liegt, bildet sich zunächst eine kleine Verdickung, dann eine kleine Platte, an deren hinterem Ende allmählich eine Kerbe deutlicher und deutlicher wird. Auf der verdickten Platte selbst ist eine Rinne entstanden, deren hinteres Ende die eben beschriebene Kerbe ist. Nach vorn reicht die Rinne nicht bis an den Rand der Platte, hier verbinden sich die Wülste, welche sich rechts und links auf der Platte erheben. Die Platte ist,

Ausbildung der Körperform.

wie die weitere Entwicklung zeigt, die Medullarplatte, die Rinne auf ihr die Medullarrinne, die die Rinne seitlich begrenzenden Wülste sind die Medullarwülste. Die Kerbe an der Stelle der dorsalen Blastoporuslippe kann man als Incisura neurenterica bezeichnen, weil sie von der Medullarrinne in den Urdarm und später in den Darm führt. Zu ihren beiden Seiten wachsen die Medullarwülste und die angrenzenden Teile des Keimscheibenrandes als Schwanzlappen stark vor. Die Annahme, daß die Embryonalanlage in zwei Hälften am Keimscheibenrande enthalten sei, nach der Mitte zusammengeschoben würde und nun die Anlage des Embryonalkörpers durch Concrescenz stattfände, wofür der Augenschein bei Selachiern, wie bei Teleostiern sprach, hat sich bei ge-

Incisura neurenterica. Schwanzlappen.

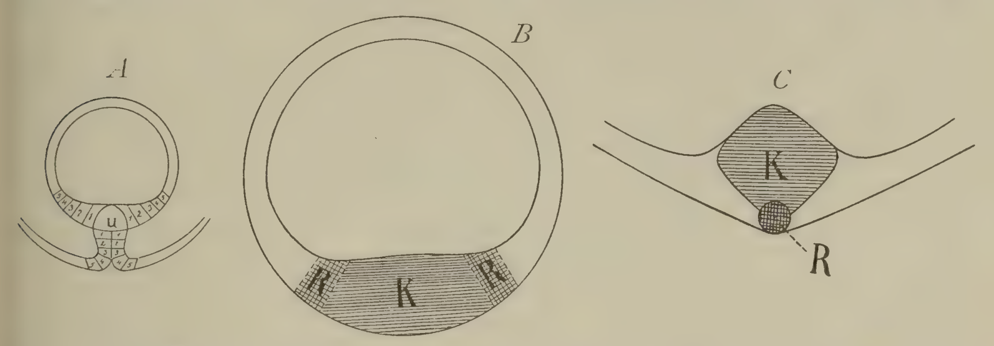


Fig. 47 *A—C*. Schemata zur Concrescenztheorie bei Fischen. *A* Schema der HIsschen Concrescenztheorie. *u* vorderstes Kopfende, *1, 2, 3, 4* usw. symmetrische Teile des Randringes, welche sich bei der Bildung des Embryo in der Mittellinie zusammenlegen sollen. *B* Forellenkeim 24 Stunden nach Beginn der Gastrulation. Der embryobildende Bezirk ist durch Strichelung bezeichnet. *C* Forellenkeim im Stadium der rautenförmigen Embryonalanlage. Die in den Figuren 47 *B* und *C* sich entsprechenden Bezirke sind durch gleichartige Strichelung gekennzeichnet. *K* Kopfteil des embryobildenden Bezirks, *R* sogen. Knopf. Aus O. HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach KOPSCH.

nauerer, auf Experimente begründeter Untersuchung nicht in der Ausdehnung bestätigt, wie man anfänglich annahm.

Concrescenz bei Selachiern und Teleostiern.

Die eben angedeutete Meinung hat vor allem His vertreten und als Concrescenztheorie bezeichnet. Das Schema der Fig. 47 A läßt auf einen Blick erkennen, was unter dieser Theorie zu verstehen ist. *U* stellt das vorderste Kopfende des Embryo dar, 1, 2, 3, 4 usw. sind symmetrische Teile des Keimscheibenrandes, wie sie sich bei der Bildung des Embryo aneinander legen sollen. In so schematischer Weise findet nun eine Concrescenz sicher nicht statt, immerhin zeigen aber auch Experimente, daß Bildungsmaterial von den Seiten her in den Embryo hineingeschoben wird, doch trägt nur ein verhältnismäßig kleiner Teil des Keimscheibenrandes zur Embryonalbildung bei, ein viel kleinerer als His ursprünglich angenommen hatte. Für das Ei eines Knochenfisches, der Forelle, hat Kopsch das genauer feststellen können, und die beiden hier mitgeteilten Figuren (Fig. 47B u. C) geben seine Resultate anschaulich wieder. Fig. 47 B stellt eine Forellenkeimscheibe 24 Stunden nach dem ersten Beginn der Bildung der dorsalen Blastoporuslippe schematisch dar. Der Randbezirk des Keimes, soweit er zur Bildung des Embryo beiträgt, ist durch Strichelung kenntlich gemacht. Schon kurze Zeit später hat die Zusammenschiebung dieses Randbezirkes zu der rautenförmigen Embryonalanlage

stattgefunden. Die in den Fig. 47 B und 47 C entsprechenden Bezirke sind durch gleichartige Strichelung gekennzeichnet. *K* stellt den Kopfteil des embryobildenden Bezirkes dar, er überwiegt bei weitem den Bezirk *R*, den „Knopf", aus dem der ganze übrige Embryo hervorgeht.

Doch kehren wir jetzt zu den Selachierkeimen zurück, so sehen wir, daß während der bei ihnen geschilderten Vorgänge sich die ganze Embryonalanlage, deren mächtigster Teil die Anlage des Nervensystems bildet, stärker über die Keimscheibe erhoben und durch Furchen, die sogenannten Grenzrinnen, abgegrenzt hat. Der Verschluß der Medullarrinne zum Rohre beginnt wie bei Amphibien im Gebiet der Hirnanlage und schreitet wieder rostralwärts, d. h. nach dem vorderen Körperende hin, und caudalwärts fort, so bilden die letzten Verbindungen des Medullarrohres mit der Außenwelt einen vorderen und einen hinteren Neuroporus. Wenn sich die Medullarwülste im Bereiche der Schwanzlappen aneinander legen und miteinander verwachsen, schließen sie dadurch die Incisura neurenterica zum Canalis neurentericus. Zugleich kommt damit eine Rumpfschwanzknospe zustande. Canalis neurentericus und Schwanzdarm verhalten sich dabei ganz entsprechend wie bei Amphibien. Sind auch die ventralen Seiten der Schwanzlappen miteinander verwachsen, so greift die Nahtbildung weiter auf den Rand der Keimscheibe, also auf den Blastoporusrand, über. Daran, daß hier, wie im Gebiet der Rumpfschwanzlappen eine richtige Concrescenz vorliegt, kann keinerlei Zweifel sein. Der übrige Rand des Blastoporus, der Rand der Keimscheibe also, schiebt sich währenddessen verhältnismäßig schnell über den Dotter hinweg. Er verliert dabei, was besonders hervorgehoben sei, die Charakteristika des Urmundrandes. Bald ist weder von einer Einstülpung des Entoderms noch von einer Übergangs- oder Indifferenzzone, aus der Mesoderm hervorwuchert, noch etwas zu erkennen. Ektoderm und Entoderm werden im ganzen Randbereich der Keimscheibe selbständig voneinander. Aus dem Urmundrande mit seinen morphologischen Eigenheiten wird ein einfacher Umwachsungsrand. Dabei schnürt sich der eigentliche Embryonalkörper immer deutlicher vom Dotter ab und ist schließlich nur noch durch einen Stiel mit dem Dotter verbunden. Die Figuren 48 A u. B geben Schemata zur Verdeutlichung dieses Vorganges. Fig. 48 A zeigt ein Selachierei von der Seite gesehen. Die Verwachsungsnaht wurde deutlich gekennzeichnet. Der Dotter ist bis auf ein kleines ventrales Gebiet überwachsen. Einen Querschnitt durch den Embryo und das Ei an der Stelle *a* der Fig. 48 A gibt dann Fig. 48 B. Man sieht, wie das Lumen der Darmanlage mit dem Dottersack durch einen engen Gang verbunden ist, durch den Ductus vitello-intestinalis. Das Entoderm, das den Ductus vitello-intestinalis auskleidet, wird umgeben vom visceralen Blatt des Mesoderm, dann folgt nach außen das Coelom und dann das parietale Blatt des Mesoderms und über ihm die ektodermale Epidermis. Der Embryo ist also mit dem Dottersack durch zwei ineinandersteckende Röhren verbunden, von denen die innere aus Entoderm und dem visceralen Blatt des Mesoderm, die äußere aus dem parietalen Blatt des Mesoderm und der Epidermis besteht; zwischen beiden Röhren findet sich Coelom.

Canalis neurentericus. Rumpfschwanzknospe.

Umbildung des Urmundrandes in einen Umwachsungsrand.

Nun dauert es nicht mehr lange, dann ist der ganze Dotter überwachsen, und der Dottersack ist ventral geschlossen, eigentlich kann man erst jetzt von einem richtigen Dottersack sprechen. Fig. 49 zeigt einen solchen Embryo. Erschien zunächst die Embryonalanlage als kleine Erhebung auf dem mächtigen Dotter, so kehrt sich mit zunehmendem Wachstum des kleinen Tierchens das Verhalten allmählich um. Mit seinem Wachstum wird die reiche Dottermitgift, welche im Dottersack angehäuft ist, aufgebraucht, d. h. in verarbeiteter Form in den Embryonalkörper übergeführt. So erscheint schließlich der Dottersack als ein Anhang. Der Inhalt des Dottersacks tritt übrigens nicht durch den Ductus vitello-intestinalis allmählich in den Darm über, um dort verdaut und in den Embryo aufgenommen zu werden, sondern die Verdauung des Dotters erfolgt durch das Entoderm des Dottersackes selbst; die von dem Entoderm verarbeiteten Nährsubstanzen werden von dem reichen Gefäßnetz des Dottersacks aufgenommen und dem Tierchen zugeführt. Mit dem Schwinden seines Inhalts wird der Dottersack schließlich ganz in den Embryonalkörper aufgenommen. Bei manchen Haien hat er vorher freilich noch eine wichtige Funktion zu erfüllen. Es gibt Haifische, welche lebendige Junge

Dottersack.

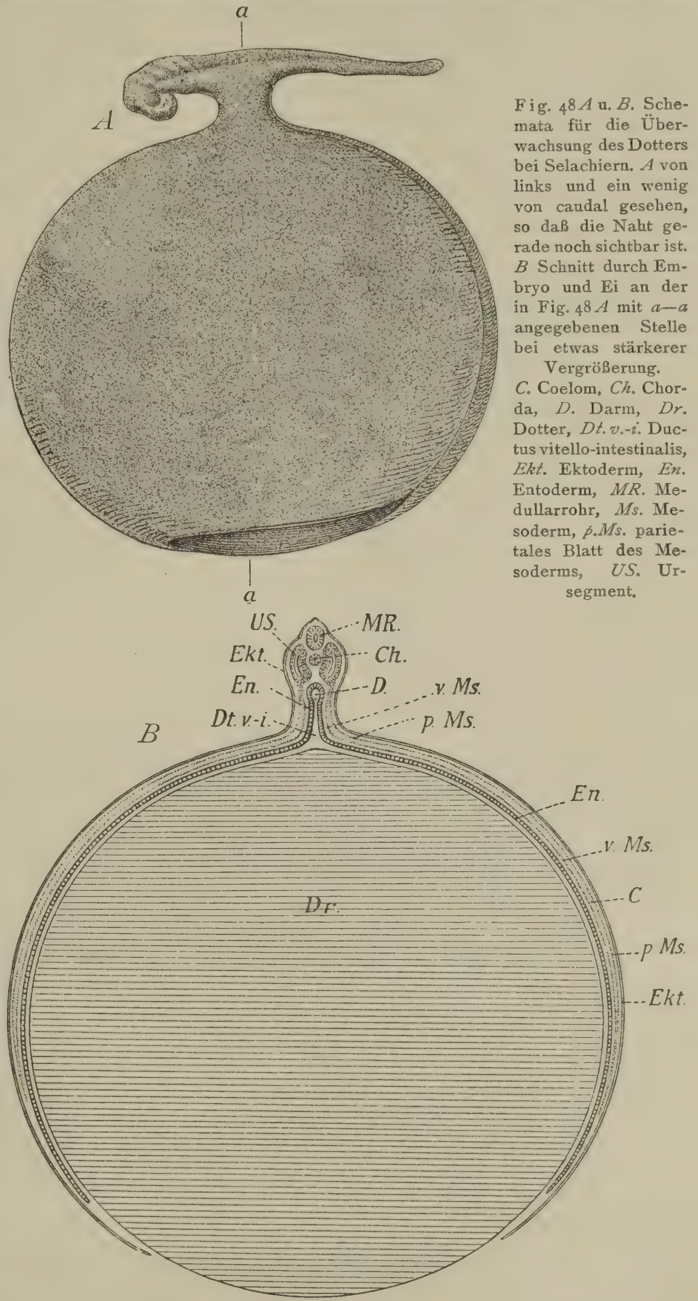


Fig. 48 *A* u. *B*. Schemata für die Überwachsung des Dotters bei Selachiern. *A* von links und ein wenig von caudal gesehen, so daß die Naht gerade noch sichtbar ist. *B* Schnitt durch Embryo und Ei an der in Fig. 48 *A* mit *a—a* angegebenen Stelle bei etwas stärkerer Vergrößerung. *C*. Coelom, *Ch*. Chorda, *D*. Darm, *Dr*. Dotter, *Dt. v.-i.* Ductus vitello-intestinalis, *Ekt*. Ektoderm, *En*. Entoderm, *MR*. Medullarrohr, *Ms*. Mesoderm, *p.Ms*. parietales Blatt des Mesoderms, *US*. Ursegment.

zur Welt bringen; bei ihnen dient der Dottersack, der sich innig an die Schleimhaut des Eileiters, oder, wie wir hier auch schon sagen können, des Uterus, anlegt, ein Organ, das Nährstoffe aus dem mütterlichen Körper bezieht und sie dem Embryo zuführt. Wir haben hier also bereits bei manchen Haifischen eine Placentabildung vor uns, eine Dottersackplacenta.

Erläutern wir nun die besprochenen fundamentalen Entwicklungsvorgänge der Selachier noch durch einige Schnittbilder. Fig. 50A stellt einen medianen Sagittalschnitt durch ein Selachierei im Übersichtsbilde

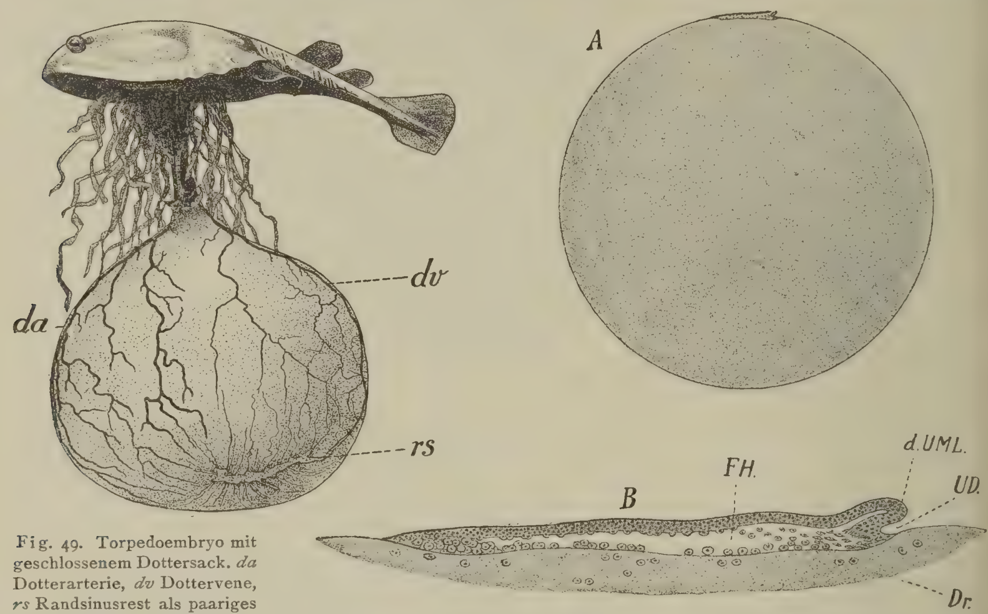


Fig. 49. Torpedoembryo mit geschlossenem Dottersack. *da* Dotterarterie, *dv* Dottervene, *rs* Randsinusrest als paariges Längsgefäß an der Schlußlinie des Dotterloches. Aus HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Nach RÜCKERT.

Fig. 50*A* u. *B*. Mediane Sagittalschnitte durch eine junge Selachiergastrula. *A* Schnitt durch das ganze Ei. Übersichtsbild. *B* Schnitt durch den Keim und seine nächste Umgebung. *Dr.* Dotter, *d.UML.* dorsale Urmundlippe, *FH.* Furchungshöhle, *UD.* Urdarmhöhle.

dar, bei dem soeben die Abgrenzung der Keimscheibe gegen den Dotter, also die Bildung der dorsalen Urmundlippe, begonnen hat, Fig. 50B den Keim bei stärkerer Vergrößerung. *d. UML* ist die dorsale Urmundlippe. Unter ihr liegt die noch kleine Höhle des Urdarms (*UD*). Unter der epithelial angeordneten oberen Zellage des Keimes finden wir die Furchungshöhle (*FH*). Den Boden der Furchungshöhle bildet eine Protoplasmaschicht, in die je tiefer man kommt desto mehr Dotterkörner eingelagert sind, bis bald jede Spur des Protoplasmas verschwindet und man nur noch die gehäuften Dotterkörner erkennen kann. Außerdem finden wir in der Protoplasmaschicht Zellkerne, besonders zahlreich am vorderen und hinteren Rande des Keimes.

Die Gastrulation der Selachier verglichen mit der der Amphibien.

Vergleichen wir die Fig. 50A u. B mit Fig. 35A, welche den medianen Sagittalschnitt durch eine junge Amphibiengastrula darstellt, so ergibt sich, daß bei Selachiern und Amphibien prinzipiell die gleichen Verhältnisse vorliegen, wir können die Fig. 50A u. B aus der Fig. 35A durch Anhäufung größerer Dottermassen in der vegetativen Hälfte des Eies leicht ableiten. Ganz entsprechend

liegen die Verhältnisse bei einem etwas älteren Selachierei, bei dem auch die ventrale Urmundlippe deutlich geworden ist (Fig. 51); man kann es leicht auf ein etwas älteres Amphibienei zurückführen, wie ein solches Fig. 36 im Sagittalschnitt zeigt. Ein wenig kompliziertere Verhältnisse finden wir in dem in Fig. 52 B wiedergegebenen Schnitt, für den Fig. 52 A eine Situationsskizze gibt.



Fig. 51. Medianer Sagittalschnitt durch den in Fig. 46 *A* abgebildeten Selachierembryo. *DS.* Kerne des Dottersyncytium, *d.UML.* dorsale Urmundlippe, *Ekt.* Ektoderm, *En.* Entoderm, *UD.* Urdarm. Aus Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre. Nach Ziegler.

Wir müssen, um sie zu verstehen, die Fig. 37, 38 und 39 von der Amphibienentwicklung heranziehen und, sozusagen, kombinieren. Legen wir einen Schnitt entsprechend der Linie *c—c*, also vor der Anlage des eigentlichen Embryo, durch den Keim — die Fig. 52 gibt das Schema eines solchen —, so erhalten wir ein Bild, das wir unmittelbar der Fig. 37 vergleichen können. Auf ihm sind die beiden lateralen Blastoporuslippen getroffen, an denen man eine, freilich nur flache, Gastrulaeinstülpung wahrnimmt. An der Indifferenzstelle, die sich zwischen der äußeren und der inneren Keimschicht findet, wuchert Mesoderm zwischen die beiden primären Keimblätter und hier kann es zur Ausbildung einer kleinen Kerbe kommen. In der Fig. 52 B sehen wir nun in der Mitte des Schnittes noch den Querschnitt durch die Embryonalanlage. Sie bietet Verhältnisse dar, welche an die der Fig. 38 (bei Amphibien) erinnern, nur ist das Mesoderm mit Chorda und Entoderm im Zusammenhange. Wir haben hier ausgesprochenes gastrales Mesoderm, das peripherwärts vorwächst, um nach einiger Zeit auf das von der Peripherie — vom lateralen Urmundrande — auswachsende Mesoderm zu treffen und mit ihm zu verschmelzen. Ist das geschehen, so bietet sich uns ein Bild dar, wie es Fig. 53 gibt. Im Mesoblast tritt dann wie bei den Amphibienembryonen die Coelomspalte auf. Wenn es sich dabei auch ebensowenig wie bei den Amphibien um eine

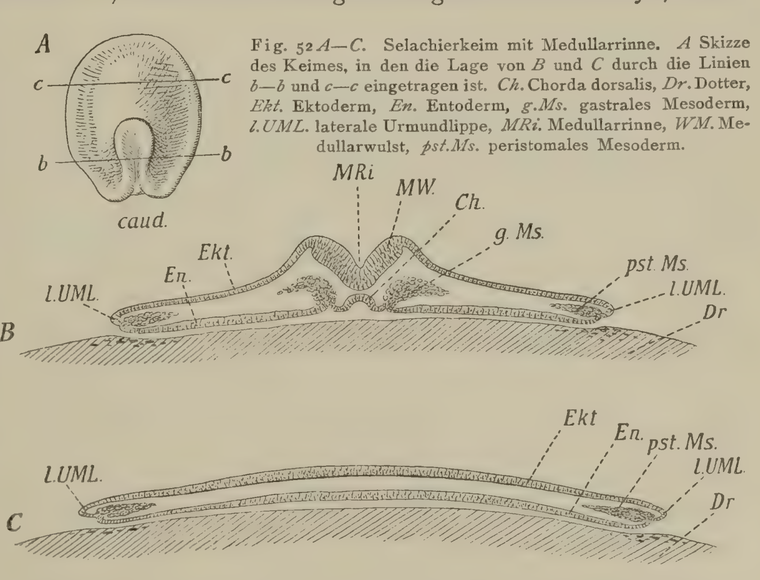


Fig. 52 *A—C.* Selachierkeim mit Medullarrinne. *A* Skizze des Keimes, in den die Lage von *B* und *C* durch die Linien *b—b* und *c—c* eingetragen ist. *Ch.* Chorda dorsalis, *Dr.* Dotter, *Ekt.* Ektoderm, *En.* Entoderm, *g.Ms.* gastrales Mesoderm, *l.UML.* laterale Urmundlippe, *MRi.* Medullarrinne, *WM.* Medullarwulst, *pst.Ms.* peristomales Mesoderm.

deutliche Coelomeinstülpung handelt, so läßt sich doch aus Fig. 53 leicht ein Fig. 39 entsprechendes Bild konstruieren, welches darauf hinweist, daß die Vorgänge bis zu einem gewissen Grade vergleichbar sind. Die weitere Entwicklung verläuft bei Selachiern ganz entsprechend wie bei den Amphibien. Fig. 54 soll das erläutern, sie ist ohne weiteres mit Fig. 40 zu vergleichen. Das Medullarrohr ist geschlossen, die Chorda ist vom Entoderm gesondert, das Mesoderm hat die Ursegmente gebildet, deren Höhlen mit dem peripheren Coelom noch durch feine Spalten in Verbindung stehen. Wir wollen die Entwicklung nicht weiter und nicht im einzelnen verfolgen. Schon jetzt ist klar, daß wie die Entwicklung der Amphibien sich aus der des Amphioxus durch Dotterzunahme ableiten läßt, so in der Hauptsache auch die Entwicklung der Selachier aus der der Amphibien. Es sei übrigens ausdrücklich hervorgehoben, daß, wenn ich hier von „ableiten" spreche, ich damit über die Phylogenie durchaus nichts aussagen will. Es soll weder behauptet werden, daß die Amphibien von Amphioxus ähnlichen Vorfahren abstammen, noch daß die Selachier von Amphibien ähnlichen. Es soll nur gesagt werden, daß bei Amphioxus, Amphibien und Selachiern der gleiche Entwicklungsplan vorliegt, nur abgeändert durch die größere oder geringere Menge des Dotters. Die Entwicklungsvorgänge lassen sich auf die gleichen Grundprinzipien zurückführen, die größere Dottermenge hat dann freilich nicht allein die grobmorphologischen Verhältnisse beeinflußt, sondern hat auch auf den zeitlichen Ablauf der Entwicklung ihren Einfluß geübt. Hervorgehoben sei für die Selachier das Verhalten von gastralem und peristomalem Mesoderm. Das gastrale Mesoderm ist gut entwickelt, steht aber caudalwärts in unmittelbarem Zusammenhange mit dem peristomalen, und ein prinzipieller Unterschied zwischen diesen beiden Teilen des Mesoderms wird kaum anzunehmen sein.

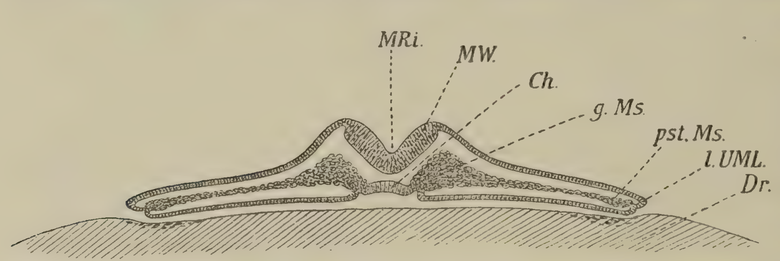


Fig. 53. Schematischer Querschnitt durch einen Selachierkeim, bei dem gastrales und peristomales Mesoderm sich vereinigt haben. *Ch.* Chorda dorsalis, *Dr.* Dotter, *g.Ms.* gastrales Mesoderm, *l.UML.* laterale Urmundlippe, *MRi.* Medullarrinne, *MW.* Medullarwulst, *pst.Ms.* peristomales Mesoderm.

Einfluß des Dotters.

Hat die Vergleichung zwischen den grundlegenden Entwicklungsvorgängen beim Amphioxus, bei den Amphibien und den Selachiern keine besonderen Schwierigkeiten dargeboten und, wir können hinzufügen, daß das, was wir hier für Amphibien und Selachier ausgeführt haben, im wesentlichen auch von den Petromyzonten, Teleostiern, Ganoiden und Dipnoern gilt, so ergeben sich sehr bedeutende Schwierigkeiten, sobald wir zu den Vögeln und Reptilien, den Sauropsiden, kommen.

Die Sauropsiden.

Am Ende der Furchung scheinen die Eier der Reptilien und Vögel ganz ähnliche Verhältnisse darzubieten wie die der Selachier. Der kleine Hohlraum

aber, welcher am Ende des Furchungsprozesses unter dem Keim der Sauropsiden sich vorfindet, verschwindet nicht, wie die Furchungshöhle der Selachier, sondern geht direkt in die Darmhöhle über. Und weiter: während der Rand des Selachierkeimes sich durch einen deutlichen Invaginationsvorgang von dem Dotter absetzt, finden wir nichts derartiges bei den Sauropsiden. Die obere Keimschicht steht hier mit der unteren, das Ektoderm mit dem Entoderm in keinerlei Zusammenhang. Jedes der beiden Keimblätter umwächst die Dotterkugel selbständig, das Ektoderm geht voran, das Entoderm folgt. Bei den Sauropsiden hat auch der Rand des Keimes bei der Entstehung des Mesoderms keinerlei Bedeutung. Das Mesoderm entsteht in einer noch näher zu besprechenden Weise im Inneren des Keimes, und sein freier Rand wächst gegen den Rand der Keimscheibe aus, ohne ihn je zu erreichen. Während dann bei den Selachiern die Embryonalanlage am Rande des Keimes entsteht, nimmt sie bei den Sauropsiden im Inneren des Keimes ihren Ursprung, und trotz aller Versuche, bei den Vögeln und Reptilien in frühen Stadien einen Zusammenhang der Embryonalanlage mit dem Rande der Keimscheibe nachzuweisen, ist das bis dahin nicht geglückt.

Umwachsen des Dotters.

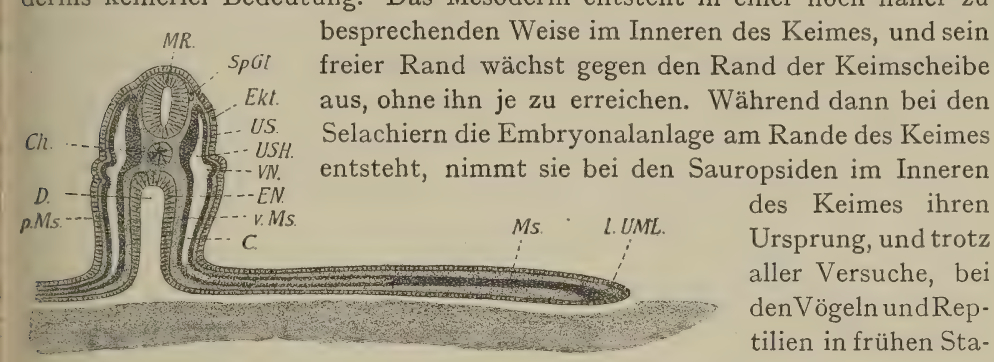


Fig. 54. Querschnitt durch die Ursegmentregion eines Selachierembryos mit geschlossenem Medullarrohr. (Schema.) *C.* Coelom, *Ch.* Chorda dorsalis, *D.* Darm, *Ekt.* Ektoderm, *En.* Entoderm, *l.UML.* laterale Urmundlippe, *MR.* Medullarrohr, *Ms.* Mesoderm, *p.Ms.* parietales Blatt des Mesoderm, *SpGl.* Spinalganglion, *US.* Ursegment, *USH.* Ursegmenthöhle, *v.Ms.* ventrales Blatt des Mesoblast, *VN.* Vorniere.

Bevor wir auf die Deutung dieser Verhältnisse eingehen, wollen wir sie ein wenig genauer beschreiben. Gehen wir von dem Ei am Ende der Furchung aus (man vergleiche Fig. 22), so sehen wir, daß sich zunächst die Zellen an der Oberfläche des Keimes epithelartig anordnen, dann auch die tieferen, so daß nun ein zweischichtiger Keim entsteht Fig. 55 A und B. Bei den Reptilien unterbleibt an der Stelle, an welcher später der sogenannte Primitivknoten auftritt, die Sonderung des Keimes in zwei Schichten, bei Vögeln ist sie vollständig. Unter den beiden Schichten, die mit ihren Rändern beide selbständig peripherwärts wachsen, liegt eine Höhle, die wir als subgerminale Höhle bezeichnen wollen, da sie nach ihrem Verhalten zu den beiden Keimschichten als Furchungshöhle nicht bezeichnet werden kann. Unter den Rändern des Keimes und am Boden der subgerminalen Höhle finden wir in Protoplasma eingebettete Kerne, ganz ähnlich wie wir das bei Selachiern, freilich dort am Boden der Furchungshöhle, kennen lernten.

Subgerminale Höhle.

Von der verdickten Stelle des Reptilienkeimes, an der sich die beiden primär entstehenden Keimschichten nicht gesondert haben, dem Primitivknoten (*PrKn.*), findet nun eine Einstülpung statt, die bei manchen Reptilien ziemlich beträchtlich ist. Der Primitivknoten liegt dem hinteren Rande des Keimes genähert. Nebenbei sei bemerkt, daß man nicht erst jetzt, sondern

Reptilien. Primitivknoten.

schon am Ende der Furchung an der Größe und Anordnung der Zellen die Symmetrieebene des Keimes erkennen kann. In der Fig. 56 A ist die Ausdehnung der Einstülpung durch eine punktierte Linie angegeben. Machen wir durch einen solchen Keim an der durch die Linie *b—b* angedeuteten Stelle einen Querschnitt, so erhalten wir ein Bild, wie es Fig. 56 B gibt. Zwischen die obere Keimschicht, die wir hier schon als Ektoderm (*Ekt.*) bezeichnen können und die untere, das Entoderm (*En.*), hat sich ein von Zellen umkleidetes Säckchen, (*MsS*) eingeschoben; seine untere Wand verschmilzt nun mit der darunter gelegenen Zellschicht, und die beiden miteinander verschmolzenen Zellagen gehen zugrunde, so daß das Lumen des Säckchens in die subgerminale Höhle durchbricht.

Mesodermsäckchen.

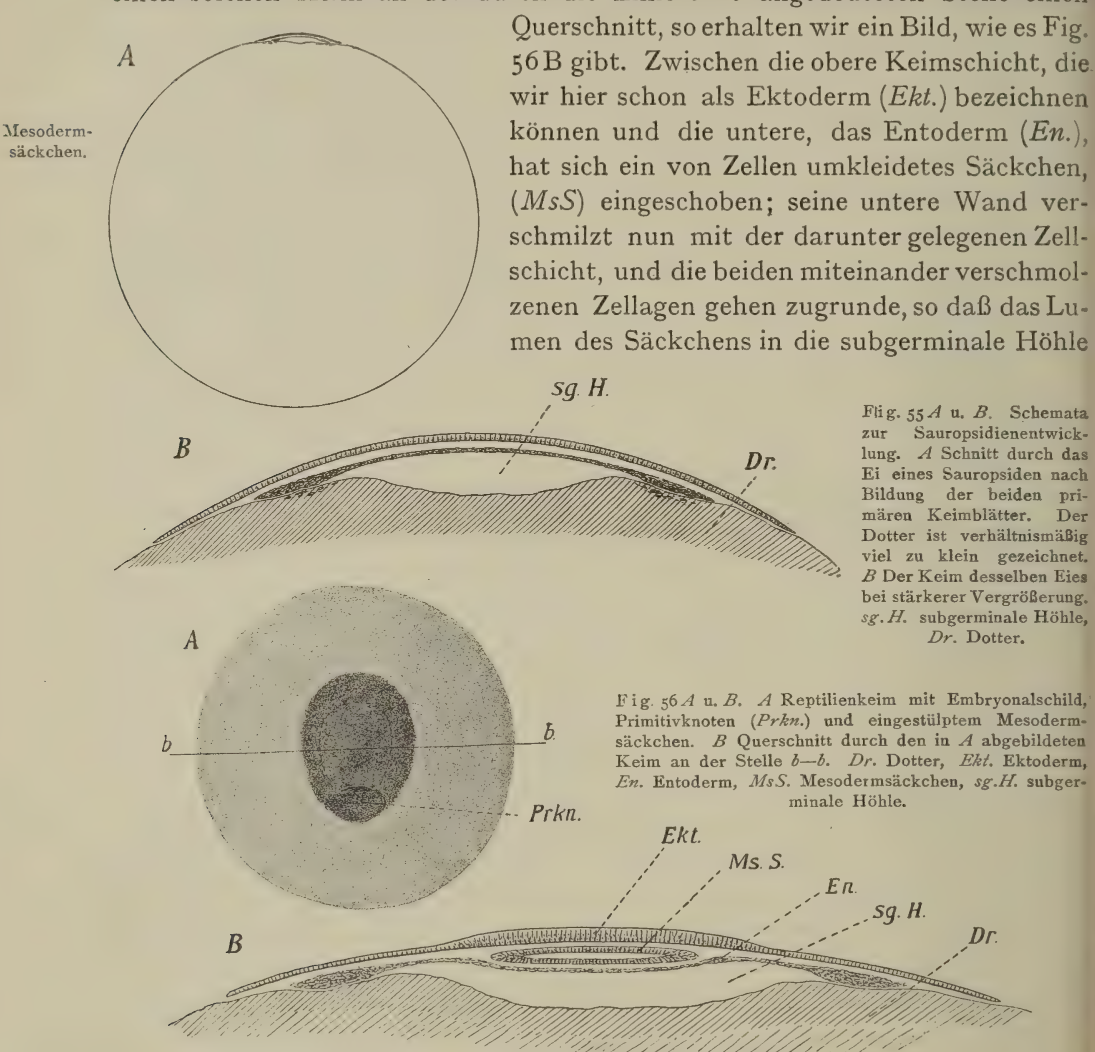


Fig. 55 *A* u. *B*. Schemata zur Sauropsidienentwicklung. *A* Schnitt durch das Ei eines Sauropsiden nach Bildung der beiden primären Keimblätter. Der Dotter ist verhältnismäßig viel zu klein gezeichnet. *B* Der Keim desselben Eies bei stärkerer Vergrößerung. *sg.H.* subgerminale Höhle, *Dr.* Dotter.

Fig. 56 *A* u. *B*. *A* Reptilienkeim mit Embryonalschild, Primitivknoten (*Prkn.*) und eingestülptem Mesodermsäckchen. *B* Querschnitt durch den in *A* abgebildeten Keim an der Stelle *b—b*. *Dr.* Dotter, *Ekt.* Ektoderm, *En.* Entoderm, *MsS.* Mesodermsäckchen, *sg.H.* subgerminale Höhle.

Diese und die anschließenden Stadien sind auf den Fig. 57 A—E auf Querschnitten dargestellt. In der dorsalen Wand des Sackes nämlich differenziert sich alsbald die Anlage der Chorda dorsalis. Von den mit *x* bezeichneten Stellen schieben sich dann zwei Falten gegen die Mittellinie hin vor, das obere Blatt jeder dieser Falten wird zum visceralen Blatt des Mesoderms, das untere zum Darmentoderm. Das Darmentoderm entsteht sonach aus der primären unteren Keimschicht und nicht aus Material, welches bei der Bildung des eben beschriebenen Säckchens in das Innere des Keimes verlagert wurde. Wie nahe in diesem Stadium ein Vergleich mit dem in Fig. 9 wiedergegebenen Stadium von

Chorda dorsalis.

Darmentoderm.

Amphioxus liegt, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Wir haben eine Chordarinne und Coelomdivertikel. Sowohl die Chordarinne, wie die Coelomdivertikel sind freilich auf andere Weise entstanden wie bei Amphioxus; die Ähnlichkeit braucht darum aber nicht ohne Bedeutung zu sein. Das Mesoderm schiebt sich nun von einer Zone aus, welche dem Rande des Säckchens entspricht, zwischen Ektoderm und Entoderm peripherwärts vor. Schon vorher ist von den Seiten und von dem hinteren Gebiete des Primitivknotens aus Coelom. Chordarinne.

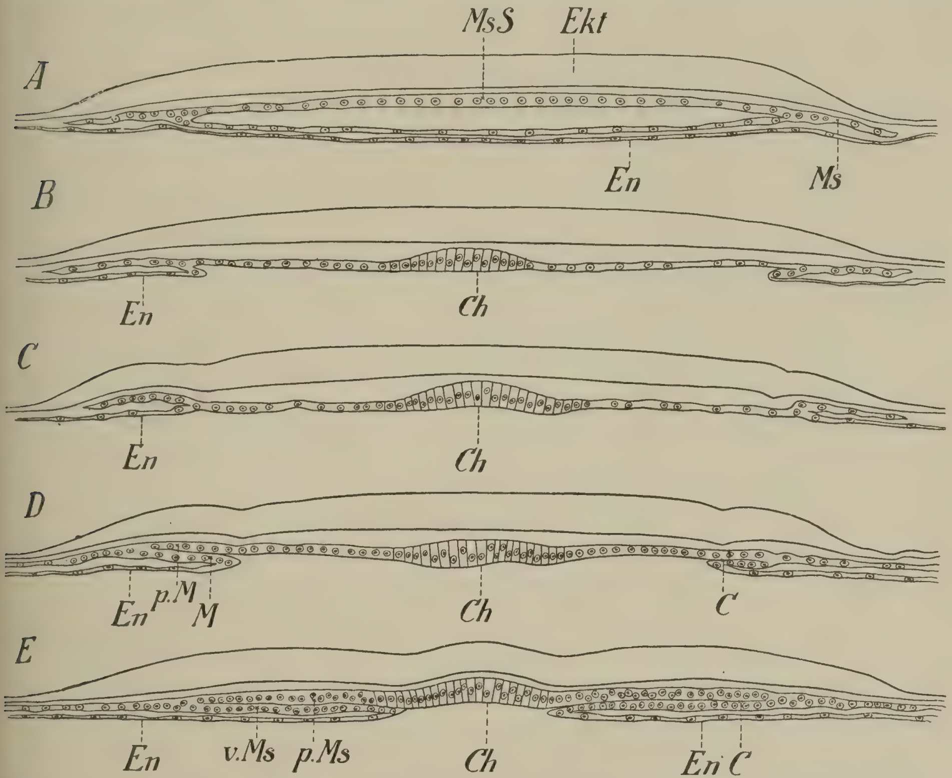


Fig. 57 *A—E*. Querschnitte durch die vordere Urdarmregion des Geckos auf fünf aufeinander folgenden Entwicklungsstadien. *C* Coelomspalt, *Ch* Anlage der Chorda dorsalis, *Ekt* Ektoderm, *En* Entoderm, *Ms* Mesoderm, *p.Ms* parietales Blatt des Mesoderm, *v.Ms* viscerales Blatt des Mesoderm, *MsS* Mesodermsäckchen. Aus Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre. Nach Will.

gleichfalls Mesoderm peripherwärts gewachsen. Das Mesoderm des Säckchens läßt sich vom übrigen Mesoderm nicht abgrenzen. Das so nach allen Seiten verwachsende Mesoderm erreicht freilich mit seinem freien Rande den Rand des Entoderms und des Ektoderms, welche sich vor ihm über die Dotterkugel vorschieben, niemals. Im Ektoderm sind inzwischen wichtige Veränderungen eingetreten. Über dem Bereich des Säckchens hat sich das Ektoderm verdickt, und es hat die Medullarplatte und das Ektoderm des Embryo entstehen lassen. Der Primitivknoten streckt sich nun etwas in die Länge; aus der Einstülpungsöffnung des Säckchens kann ein Canalis neurentericus hervorgehen, aus dem hinteren Gebiet des Primitivknotens entsteht der After. Doch wollen wir diese Vorgänge bei den Reptilien nicht weiter im einzelnen verfolgen, sondern uns das Canalis neurentericus. After.

für die Vögel vorbehalten, wo sie prinzipiell durchaus gleichartig verlaufen, wenn auch die hier eben für die Reptilien besprochenen ersten Vorgänge bei den Vögeln sich etwas anders darstellen und wahrscheinlich weniger primitiv sind.

Vögel. Bei den Vögeln kann man beim zweiblättrigen Keim sehr bald ein helleres, zentrales Gebiet von einer dunkleren, peripheren Zone unterscheiden. In dem peripheren Gebiet verdickt sich das untere Keimblatt und bildet sich teilweise zu einem Organ für die Aufnahme und Verdauung von Dotter um. Im zentralen, helleren Gebiet entsteht durch Verdickung des Ektoderms der erst rundliche, dann mehr ovale Keimschild, und gegen das caudale Ende des Keimschildes tritt der Primitivknoten auf. Der Primitivknoten streckt sich bei Vögeln nach kurzer Zeit und wird zu einem Primitivstreifen (*PrSt.*), auf dem bald mehr, bald weniger deutlich, bald in größerer, bald in geringerer Ausdehnung eine Rinne, die Primitivrinne entsteht. Auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung durchsetzt der Primitivstreifen nahezu den ganzen Keimschild; er reicht vom caudalen Ende bis fast an das craniale. Von den Rändern des Primitivknotens und dann vom Primitivstreifen breitet sich das Mesoderm nach allen Seiten zwischen die beiden primären Keimblätter peripherwärts aus. Eine Ausnahme davon bildet dabei nur das Gebiet gerade vor dem Primitivstreifen. Von dem vorderen Ende des Primitivstreifens aus wächst nur wenig, vielleicht überhaupt kein Mesoderm vor. Wenn wir in späteren Stadien vor dem vorderen Ende des Primitivstreifens Mesoderm in beträchtlicher Ausdehnung finden, so ist das anders zu erklären. Die Fig. 58 und 59 mögen zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse dienen. Die beiden seitlichen Mesodermflügel vereinigen sich schließlich vor dem vorderen Ende des Keimschildes, so daß vor dem vorderen Ende des Primitivstreifens ein mesodermfreier Bezirk bestehen bleibt.

Primitivknoten.

Primitivstreifen.

Mesoderm.

Rückbildung des Primitivstreifens. Hat der Primitivstreifen nahezu das vordere Ende des Keimschildes erreicht, dann beginnt er sich zurückzubilden, und zwar in der Richtung von vorn nach hinten; dabei bleiben nun auch in der Mittellinie vor dem jeweils vorderen Ende des Primitivstreifens zwischen oberem und unterem Keimblatt Zellen liegen. Ursprünglich stehen diese Zellen mit den nach rechts und links aus dem Primitivstreifen hervorgewucherten Mesodermzellen in Zusammenhang, lösen sich aber etwa in gleichem Tempo mit dem Rückwärtswandern des vorderen Primitivstreifenendes von dem seitlichen Mesoderm ab. Der so entstandene Zellstrang wurzelt im vorderen Ende des Primitivstreifens und steht dort mit dem Mesoderm in Verbindung; er höhlt sich bei manchen Vögeln aus, und die so entstandene Höhle tritt am vordersten Ende des Primitivstreifens mit der Oberfläche in Verbindung; zugleich verschmilzt ihre untere Wand mit dem unteren Keimblatt, und sie bricht in die subgerminale Höhle durch. Die Verhältnisse erinnern an die bei Reptilien beschriebenen, nur ist das Lumen viel kleiner und erstreckt sich nicht auf den seitlichen Mesoblast; dementsprechend entsteht aus der Wand des Kanals, unter der sich die untere Keimschicht bald wieder vereinigt, bei Vögeln auch nur die Chorda, vielleicht nicht einmal die ganze Chorda. Es wird wenigstens berichtet, daß ihr allervorderstes Ende sich von der unteren Keimschicht aus bildet. Während sich diese Vorgänge ab-

Chorda dorsalis.

spielen, sind auch im oberen Blatt des Keimschildes wichtige Veränderungen eingetreten. Es haben sich Medullarwülste erhoben, die sich vorn, durch einen Querwulst vereinigen, nach hinten das vordere Ende des Primitivstreifens zwischen sich fassen. Die Öffnung am vorderen Ende des Primitivstreifens erweist sich so als die dorsale Öffnung eines Canalis neurentericus, denn sie führt in einen Kanal, durch den man aus der zwischen den beiden Medullarwülsten gelegenen Rinne in die subgerminale Höhle, aus der die Darmhöhle wird, kommt. Canalis neurentericus.

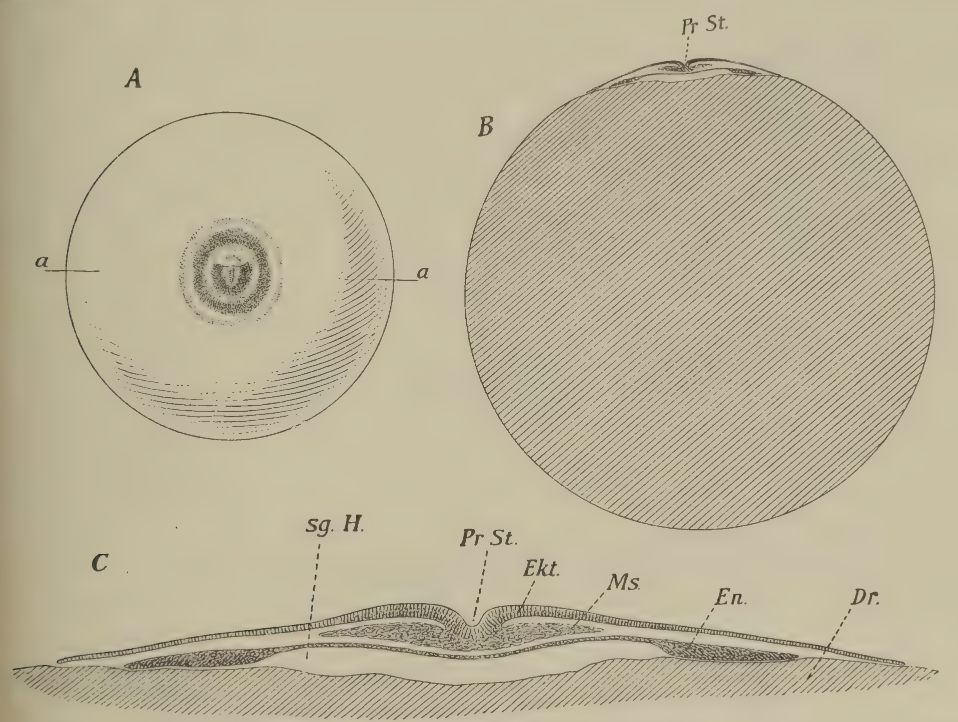


Fig. 58 *A—C*. Schemata für die Entwicklung des Primitivstreifens und des Mesoderms beim Vogel. Der Dotter ist viel zu klein gezeichnet. *A* Vogelei mit gut entwickeltem Primitivstreifen auf der Keimscheibe vom animalen Pol aus gesehen. *B* Ein Querschnitt durch ein solches Ei entsprechend der Linie *a—a*. *PrSt.* Primitivstreifen. *C* Der Keim und seine nächste Umgebung stärker vergrößert. *Dr.* Dotter, *Ekt.* Ektoderm, *En.* Entoderm, *Ms.* Mesoderm, *Pr St.* Primitivstreifen mit Primitivrinne, *sg.H.* subgerminale Höhle.

Die Fig. 59 B—D sollen zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse dienen. Fig. 59 B zeigt einen Schnitt entsprechend der Linie *a—a* der Fig. 59 A. Man sieht im Gebiet des Ektoderm die Medullarwülste und die Medullarrinne. In das Entoderm ist die Chordaanlage eingeschaltet; peripher ist das Entoderm im sogenannten Keimwall zu einem Dotterresorptionsorgan umgewandelt. Das Mesoderm ist außerhalb der eigentlichen Embryonalanlage in ein parietales und viscerales Blatt gespalten; den Spaltraum zwischen beiden Blättern können wir als außerembryonales Coelom bezeichnen. Fig. 59 C zeigt einen Schnitt durch den Canalis neurentericus. Aus der Tiefe der Medullarrinne sehen wir einen Kanal durch die Keimscheibe in die subgerminale Höhle führen. Mit den Seitenwänden dieses Kanals steht das Mesoderm in Verbindung. Die übrigen Verhältnisse liegen etwa ebenso wie in Fig. 59 B. Die Fig. 59 D gibt ein ganz Keimblätter, Chorda und Coelom.

ähnliches Bild wie Fig. 58C, nur ist im Mesoderm das außerembryonale Coelom aufgetreten.

Die weitere Entwicklung geht nun in der Weise von statten, daß sich die Medullarwülste mehr und mehr erheben und dann zuerst im Bereiche des späteren Mittelhirns zum Verschlusse kommen. Der Verschluß geht von hier aus apical- und caudalwärts vor sich, wobei dem vollkommenen Schluß das Bestehen eines vorderen und eines hinteren Neuroporus vorangeht. Im Gebiet der Vorderhirnanlagen sind schon, bevor der vordere Neuroporus geschlossen, die Augenbläschen, die den wichtigsten Teil der Augenanlagen bilden, leicht kenntlich. Der Primitivstreifen verliert im Verlauf der weiteren Entwicklung, da er bald den Verlust, den er durch den Abbau am vorderen Ende erleidet, nicht mehr durch Eigenwachstum ersetzt, auch absolut an Länge. Sein vorderes Ende mit dem Canalis neurentericus wird von den hinteren Enden der Medullarwülste wie von einer Zange umfaßt; sein hinteres Ende liegt außerhalb des Bereiches der Medullarwülste, in ihm kommt später der Kloakenafter der Vögel zum Durchbruch, nachdem schon vorher seine Stelle durch eine nur aus Ektoderm und Entoderm bestehende Membran, die man Aftermembran oder auch Kloakenmembran nennt — denn die Vögel haben ja einen gemeinsamen Endraum für die Urogenitalgänge und das Verdauungsrohr —, gekennzeichnet war. Nun hebt sich auch das Embryonalgebilde, und zwar zunächst an seinem Kopfende stärker vom übrigen Keime ab. Man kann da wie bei den Selachiern von einer vorderen und von zwei seitlichen Grenzrinnen sprechen. Die seitlichen Grenzrinnen laufen noch lange caudalwärts flach aus; erst allmählich erhebt sich auch der caudale Teil des

Rückbildung des Primitivstreifens.

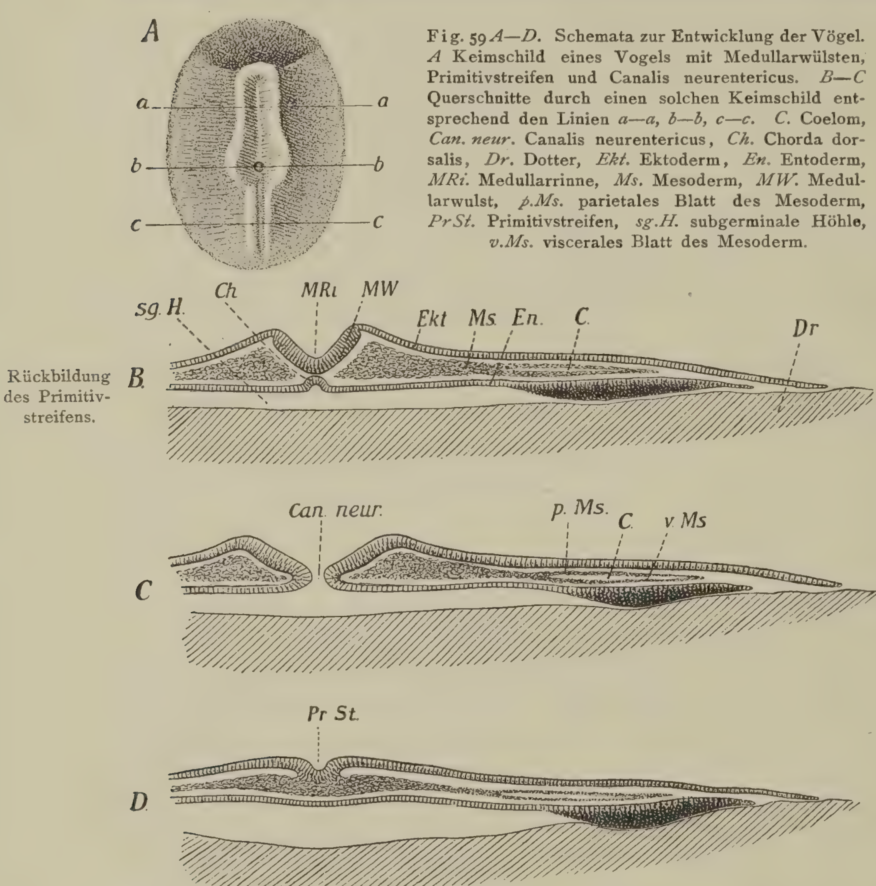


Fig. 59 *A—D*. Schemata zur Entwicklung der Vögel. *A* Keimschild eines Vogels mit Medullarwülsten, Primitivstreifen und Canalis neurentericus. *B—C* Querschnitte durch einen solchen Keimschild entsprechend den Linien *a—a, b—b, c—c*. *C*. Coelom, *Can. neur*. Canalis neurentericus, *Ch*. Chorda dorsalis, *Dr*. Dotter, *Ekt*. Ektoderm, *En*. Entoderm, *MRi*. Medullarrinne, *Ms*. Mesoderm, *MW*. Medullarwulst, *p.Ms*. parietales Blatt des Mesoderm, *PrSt*. Primitivstreifen, *sg.H*. subgerminale Höhle, *v.Ms*. viscerales Blatt des Mesoderm.

Embryo. Dadurch entsteht die hintere Grenzrinne, welche die caudalen Enden der beiden seitlichen Grenzrinnen miteinander verbindet. Bei diesem Abfaltungsprozeß des hinteren Körperendes, der zur Bildung einer Rumpf- bzw. Schwanzknospe führt, wird das caudale außerhalb des Bereiches der Medullarwülste gelegene Ende des Primitivstreifens mit samt der Afteranlage auf die ventrale Seite des Embryos verlagert. Abfaltung des Embryos.

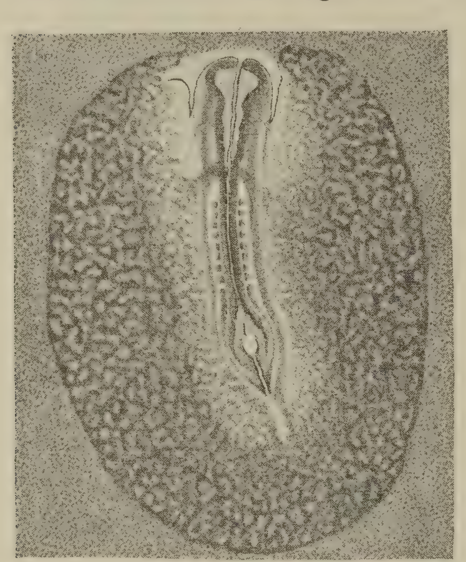
Während all dieser Vorgänge hat auch das Mesoderm sehr wesentliche Umwandlungen durchgemacht. In cranio-caudaler Richtung gliedert sich ein Ursegmentpaar nach dem anderen ab. Das am weitesten nach vorn gelegene Ursegmentpaar ist von Anfang an nicht gut ausgebildet. Von großem Interesse ist es, daß die drei vordersten Ursegmentpaare dem späteren Kopfgebiete angehören. Das caudale Ende des Kopfes ist also ursprünglich auch gegliedert. Im Bereiche cranialer Ursegmente kann man das Coelom in den Ursegmentanlagen noch in Verbindung mit dem übrigen Coelom finden, weiter caudal kommt eine solche Verbindung nicht mehr zur Ausbildung.

Im dunklen Fruchthof hat sich inzwischen der Gefäßhof mit Blut- und Gefäßanlagen ausgebildet. Der dunkle Hof besteht nun aus einer peripheren Zone, dem Dotterhof, und einer zentraler gelegenen, dem Gefäßhof.

Die wichtigste Fortbildung im Bereiche des Entoderms ist die, daß sich die Darmanlage, bei Vögeln wesentlich in cranio-caudaler Richtung, entsprechend der Abgrenzung des Embryo vom übrigen Keime, vom Dottersack, abgliedert und zum Rohre umgestaltet. Vor dem Kopfende unterhalb der Gehirnanlage kommt dem vorderen Ende des Darms die Mundbucht entgegen. Seitlich bilden sich entsprechend den hinteren Teilen des Gehirns Kiementaschen. Mundbucht wie Kiementaschen verhalten sich im Prinzip nicht anders wie diese Bildungen bei Fischen und Amphibien, was natürlich eine Tatsache von größter Bedeutung ist. In diesem Zusammenhange verdient es Erwähnung, daß sich bei Vögel-, ja bei Säuger- und Menschenembryonen am zweiten Kiemenbogen, dem Zungenbeinbogen, ein Fortsatz findet, der wie ein Kiemendeckel über die weiter caudal gelegenen Kiemenbogen und Spalten hinweg wächst. Kiementaschen.

Doch versuchen wir die hier eben kurz besprochenen Entwicklungsvorgänge nun auch noch durch einige Bilder zu veranschaulichen. Fig. 60A gibt einen Vogelembryo mit 8—9 Ursegmentpaaren bei durchfallendem Licht wieder, Fig. 60B einen Querschnitt durch diesen Embryo im Gebiete des 5. Ursegmentpaares. Das Medullarrohr ist hier im Verschluß begriffen. Rechts und links liegt dorsal neben der Verschlußstelle des Medullarrohres ein Zellhäufchen, das die Zellen für ein Spinalganglion, außerdem aber noch die Ahnen sympathischer und sogenannter chromaffiner Zellen enthält. Die Chorda ist vom Entoderm unterwachsen. Im Mesodermgebiet sehen wir zu beiden Seiten des Medullarrohres die Mitte der fünften Ursegmente getroffen; die Urwirbelhöhle in demselben steht noch mit dem embryonalen und dem außerembryonalen Coelom in Verbindung. Im visceralen Blatt des Mesoderms finden sich Anlagen von Blut und Gefäßen. Das Gefäß nächst der Chorda

ist jederseits die Anlage einer Aorta; später verschmelzen diese beiden Anlagen zu einem einheitlichen Gefäß. Den eben besprochenen Querschnitt wollen wir durch einen medianen Sagittalschnitt durch einen entsprechenden Embryo ergänzen (Fig. 61). Das Kopfende beginnt sich eben abzuheben und die Mundbucht zu bilden. Der vordere und hintere Neuroporus (*v.Np.* und *h.Np.*) treten deutlich hervor. Die Chorda dorsalis (*Ch.d.*) wurzelt in der Wand des Canalis neurentericus (*Can.n.*); sie ist den größten Teil ihrer Länge vom Entoderm (*En.*) unterwachsen, nur vorn ist sie noch in das Entoderm eingeschaltet. Hinter dem Canalis neurentericus beginnt der Primitivstreifen (*Pr.Str.*). In seinem Gebiet, das bis zur Kloakenmembran reicht, ist die obere Keimschicht gegen die mittlere nicht abgesetzt. Die Zone des oberen Keimblattes, die wir in den Fig. 58C und 59D auf Querschnitten sahen, ist hier der Länge nach getroffen. Das Entoderm (*En.*) zieht in so jungen Stadien vollständig selbständig und unbeteiligt unter der Primitivstreifenregion hinweg. Die Aftermembran (*AM.*) ist in diesem Stadium noch nicht deutlich; ich habe sie angegeben, um nicht die Schemata häufen zu müssen. In Fig. 62 A—C und 63 gebe ich sodann schematische Querschnitte und einen Längsschnitt durch etwas ältere Embryonen. Wir können diese Schnitte nicht verstehen, ohne eines Embryonalorganes zu gedenken, das sich bei allen Sauropsiden und Säugern findet, des Amnions. Die Entwicklung zeigt bei den Sauropsiden und besonders bei den Säugern mannigfache Modifikationen; ich begnüge mich hier mit einer grob schematischen Darstellung. Das Amnion ist eine Hülle, welche die Embryonen umgibt, und sie in wirksamer Weise gegen alle möglichen von außen kommenden Unbilden schützt. Es wirkt nicht nur als Hülle; sondern dadurch, daß es sich alsbald prall mit Flüssigkeit füllt, erhöht es seine Schutzkraft außerordentlich. Der Embryo liegt im mit Flüssigkeit erfüllten Amnion wie ein zartes Präparat in einem vollkommen mit Flüssigkeit erfüllten Gefäß.


Fig. 60 *A*. Hühnerembryo mit 8—9 Ursegmentpaaren bei durchfallendem Licht.

Amnion.

Grenzrinnen. Bei Vögeln entsteht das Amnion durch typische Faltenbildung. Die Grenzrinnen, eine vordere, zwei seitliche und schließlich eine hintere entstehen ganz so, wie wir das für die Selachier geschildert haben, und nach außen von diesen Rinnen erheben sich Falten, die aus Ektoderm und dem parietalen Blatt des Mesoderm bestehen. Man pflegt entsprechend den Grenzrinnen vordere, seitliche und hintere Amnionfalten zu unterscheiden; doch lassen sich keine scharfen Abgrenzungen finden, eigentlich gibt es nur eine einheitliche Amnionfalte. Die Falten entstehen in cranio-caudaler Richtung und schließen sich durch Nahtbildung. Wir werden gleich noch näher auf die Art dieses

Amnionfalten.

Schlusses eingehen und sehen, wie sich dabei noch eine zweite Embryonalhülle, die seröse Hülle, bildet, wollen aber zunächst unsere Aufmerksamkeit noch auf die tiefe Darmrinne von Fig. 62 A richten.

Ein etwas älteres Stadium (Fig. 62 B) zeigt die Amnionfalten eben in Berührung und den Darm im Begriff zu einem Rohre zu werden. Auch die Körperwände nähern sich dem Schluß, und so kommt es zur Nabelbildung. Die Stelle, an welcher der Darm zuletzt noch mit dem Dottersack in Verbindung steht, nennt man den Darmnabel, die Stelle, an der die Körperwände sich schließen, den Hautnabel. Die Amnionfalten haben sich eben aneinander gelegt. Die Darmnabel. Hautnabel.

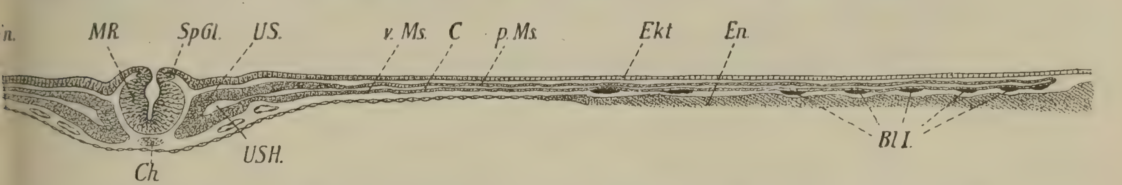


Fig. 60 *B*. Querschnitt eines solchen Embryo durch das Gebiet des fünften Ursegmentpaares. *BlI.* Blutinsel, *C.* Coelom, *Ch.* Chorda, *Ekt.* Ektoderm, *En.* Entoderm, *MR.* Medullarrohr nahe dem Schluß, *p.Ms.* parietales Blatt des Mesoderm, *SpGl.* Spinalganglion, *US.* Ursegment, *USH.* Ursegmenthöhle, *v.Ms.* ventrales Blatt des Mesoderm. Abgeändert nach DUVAL.

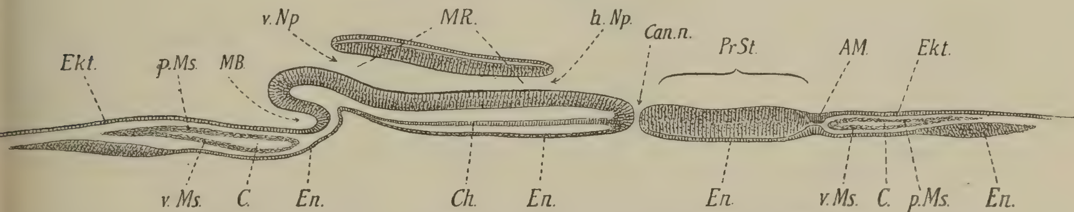


Fig. 61. Medianer Sagittalschnitt durch einen Vogelembryo mit teilweise geschlossenem Medullarrohr (Schema). *AM.* Aftermembran, *C.* Coelom, *Can.n.* Canalis neurentericus, *Ch.* Chorda dorsalis, *Ekt.* Ektoderm, *En.* Entoderm, *h.Np.* hinterer Neuroporus, *MB.* Mundbucht, *MR.* Medullarrohr, *p.Ms.* parietales Blatt des Mesoderm, *PrSt.* Primitivstreifen, *v.Ms.* viscerales Blatt des Mesoderm, *v.Np.* vorderer Neuroporus.

Amnionhöhle ist also, an dieser Stelle wenigstens, geschlossen. Das Ektoderm auf den Kuppen der aufeinander zuwachsenden Amnionfalten verschmilzt mit einander; infolge ungleichen Wachstums löst sich dann an der Verwachsungsstelle das Ektoderm der serösen Hülle vom Ektoderm des Amnion. Nun verschmilzt das parietale Mesoderm in den Kuppen der Amnionfalten und löst sich in entsprechender Weise. Amnion und seröse Hülle sind dann frei voneinander. In ganz entsprechender Weise schnürt sich der Darm vom Dottersack und der Körper von der Amnionwurzel ab. Fig. 62 C zeigt alle drei Prozesse, den des Amnionschlusses, den der Darmabschnürung und den des Freiwerdens des Körpers vollendet. Amnionhöhle.

Ergänzen wir nun unsere Betrachtungen durch einige mediane Sagittalschnitte. Bei der Konstruktion dieser Schnitte nehme ich dabei keine Rücksicht auf alle Biegungen und Krümmungen des Embryonalkörpers.

Wir beginnen mit der Betrachtung der Fig. 63. Sowohl das Kopfende wie das Schwanzende des Embryo haben sich eine Strecke weit abgehoben; am Schwanzende hat sich eine Rumpfschwanzknospe (*RSchK*) gebildet. Dementsprechend hat der Darm sich sowohl im Kopfgebiet wie im Schwanzgebiet

vom Dottersack selbständig gemacht. Man spricht da von einer Kopf- und von einer Schwanzdarmbucht (*KDB* und *SchDB*). Der Kopfdarmbucht ist die Mundbucht (*MB*) entgegen gewachsen und ist von ihr nur durch die aus

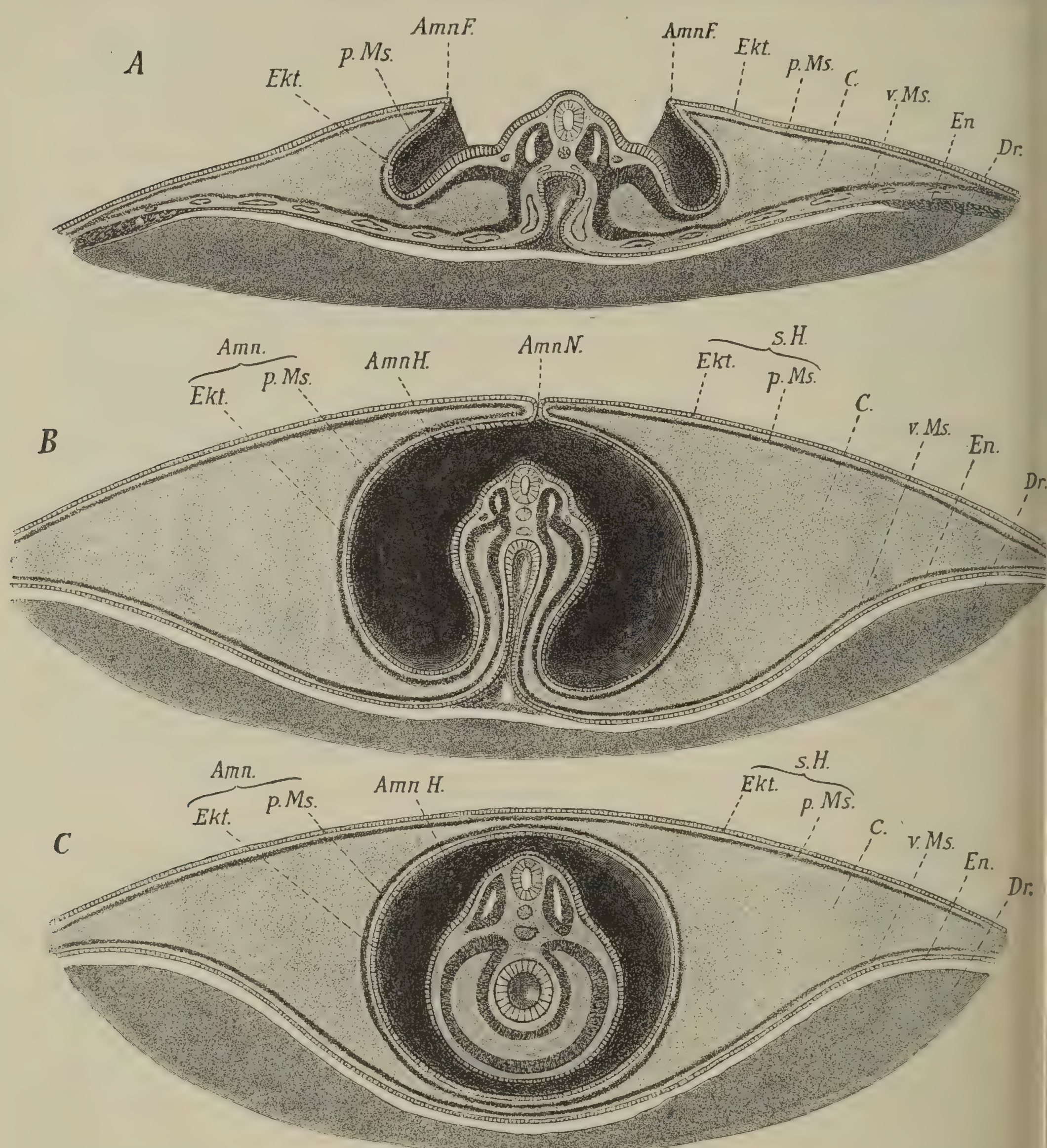


Fig. 62 *A—C*. Schematische Querschnitte durch Vogelembryonen um die Abfaltung des Embryo vom Dotter und die Bildung des Amnion zu erläutern. *Amn.* Amnion, *AmnF.* Amnionfalte, *AmnH.* Amnionhöhle, *C.* Coelom, die Bezeichnung steht im außerembryonalen Coelom, *Dr.* Dotter, *Ekt.* Ektoderm, *En.* Entoderm, *p.Ms.* parietales Blatt des Mesoderm, *s.H.* seröse Hülle, *v.Ms.* viscerales Blatt des Mesoderm.

Ektoderm und Entoderm bestehende Rachenhaut getrennt. Ventral von der Kopfdarmbucht liegt in dem Teil des Coeloms, der zur Herzbeutelhöhle wird, das Herz (*H*). Am caudalen Ende des Embryo setzt der Canalis neurentericus (*Can.n.*) das Medullarrohr mit dem Schwanzdarm in Verbindung; an die Stelle

eines Canalis neurentericus kann auch ein solider neurenterischer Strang treten und Medullarrohr und Schwanzdarm verbinden. Hinter dem Canalis neurentericus liegt die Rumpfschwanzknospe (*RSchK*). In ihrem Bereich steht das Ektoderm des Medullarrohres mit dem Entoderm und dem Mesoderm in Verbindung, und es differenzieren sich hier aus einer indifferenten Zellmasse noch eine Anzahl von Segmenten des Embryo, erst Rumpf-, dann Schwanzsegmente. Das caudale Ende des Primitivstreifens ist, wie wir schon gesehen haben, mit der Aftermembran (*AM*) auf die ventrale Seite des Embryo herumgeschlagen worden; auch vor ihr ist der Darm schon eine Strecke weit vom Dotter abgeschnürt. Hier bildet sich nun von der ventralen Seite des Darms aus, zwischen

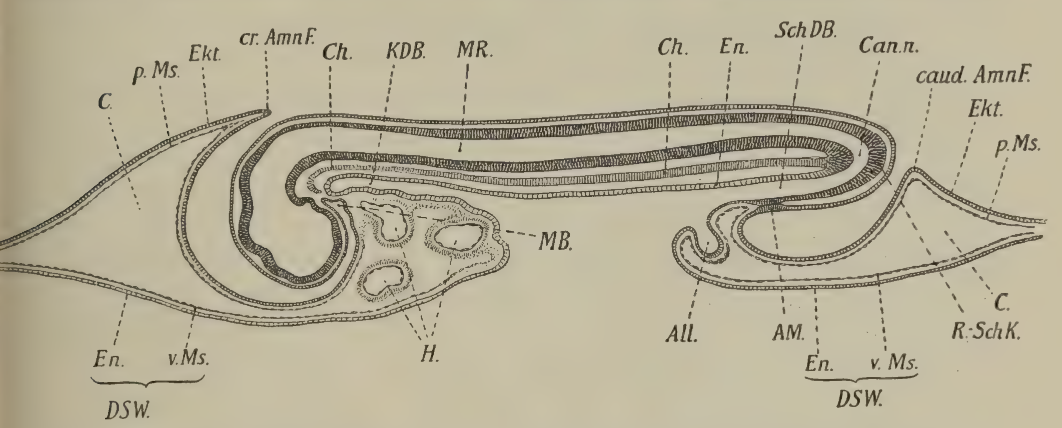


Fig. 63. Schematischer medianer Sagittalschnitt durch einen Vogelembryo, um die Abfaltung des Embryo vom Dotter und die Bildung des Amnion und der Allantois zu erläutern. *All.* Allantois, *AM.* Aftermembran, *Amn.* Amnion, *C.* Coelom, die Bezeichnung ist im außerembryonalen Coelom angebracht, *Can. n.* Canalis neurentericus, *caud. AmnF.* caudale Amnionfalte, *Ch.* Chorda dorsalis, *cr. AmnF.* craniale Amnionfalte, *DSW.* Dottersackwand, *Ekt.* Ektoderm, *En.* Entoderm, *H.* Herz, *KDB.* Kopfdarmbucht, *MB.* Mundbucht, *MR.* Medullarrohr, *p. Ms.* parietales Mesoderm, *R.-SchK.* Rumpf-Schwanzknospe, *SchDB.* Schwanzdarmbucht, *v. Ms.* ventrales Mesoderm.

Aftermembran und dem Eingang in die caudale Darmbucht, der sogenannten hinteren Darmpforte, die Allantois (*All.*). Die Allantois ist ein außerordentlich wichtiges Embryonalorgan, welches die Sauropsiden und Säuger besitzen, während es den niederen Wirbeltieren, den Amphibien und den verschiedenen Klassen der Fische ebenso wie Amnion und seröse Hülle fehlt. Sie ist ein Atmungsorgan für den Embryo und Fötus. Die Atmung des Embryo wird bei den Sauropsiden und Säugern zunächst durch den Dottersack vollzogen, dessen Blutgefäßhof bei seiner Anlage und in der darauffolgenden Periode an der Oberfläche des Eies, dicht unter der serösen Hülle bzw. dem Chorion liegt. Wenn nun sein Inhalt allmählich für den Embryo verbraucht wird, schrumpft der Dottersack, und seine Gefäße werden nicht mehr gegen die Oberfläche des Eies angepreßt. So wird der Dottersack zur Atmung untauglich und muß durch ein neues Organ ersetzt werden. Dieses neue Organ ist die Allantois, deren erste Anlage wir eben kennen lernten; sie wächst zwischen seröse Hülle (*s. H*) und Dottersackwand (*DSW*) und zwischen seröse Hülle und Amnion (*Amn.*) hinein und umwächst schließlich das ganze Ei. Die Verhältnisse der Allantois liegen bei den Sauropsiden einfacher und übersichtlicher als bei den

Allantois.

Die Atmung des Sauropsidenembryos.

Säugern, bei denen sich infolge der durch die Placentabildung vermittelten innigen Verbindung von Mutter und Frucht mannigfache besondere Verhältnisse herausgebildet haben.

Ich gebe hier zunächst eine Reihe von einfachen Schematen für die Vögel. Auf diesen Schematen ist auch die Umwachsung des Dotters gleichfalls in wesentlich vereinfachter Weise zur Darstellung gebracht. Wir stellen uns vor, daß der eigentliche Embryo in seiner medianen Sagittalebene getroffen ist, sein genauerer Aufbau ist nicht berücksichtigt. Fig. 64A stellt ein etwas älteres Stadium als die Fig. 63 dar. Die Allantois ist nun ein gestieltes Bläschen und beginnt eben sich nach oben zwischen Amnion und seröse Hülle, nach unten zwischen Dottersack und seröse Hülle einzudrängen; ihre Wachstumsrichtung ist durch Pfeile angedeutet. Die Wand der Allantois besteht aus Entoderm und dem visceralen Blatt des Mesoderms. Dieses Mesoderm ist außerordentlich reich vascularisiert, und so werden durch die Allantois viele Gefäße an die seröse Hülle herangebracht. Das Ektoderm hat den größten Teil des Dotters umwachsen, das Entoderm ist noch nicht so weit vorgedrungen, und noch weniger weit das Mesoderm. Es ist bis nahe an seinen peripheren Rand durch das außerembryonale Coelom in ein parietales und in ein viscerales Blatt aufgespalten. Im visceralen Blatt ist das Gebiet des Gefäßhofes besonders kenntlich gemacht.



Fig. 64*A*—*C*. Schemata, um die Bildung von Amnion, seröser Hülle (Chorion) und Allantois darzustellen. Der Hohlraum der Allantois ist punktiert. Die schwarzen Verdickungen sollen Blutanlagen darstellen. In dem Schema *A* erscheint der Dotter noch nicht vom Ektoderm umwachsen, es stellt einen medianen Sagittalschnitt durch ein Ei dar. Die Richtung, in der die Allantois vorwachsen wird, ist durch Pfeile angegeben. Fig. 64*B* gibt ein älteres Stadium, in welchem Ektoderm und Entoderm den Dotter umwachsen haben. Fig. 64*C* gibt den Querschnitt eines noch älteren Stadiums.

Fig. 64B stellt ein beträchtlich weiter vorgeschrittenes Stadium dar. Es wird angenommen, daß das Ektoderm und das Entoderm den Dotter umwachsen haben. In das außerembryonale Coelom ist die Allantois weit vorgewachsen. Das Amnion ist ganz, der Dottersack schon zum größten Teil von der serösen Hülle abgedrängt, und in der Richtung der Pfeile dringt die Allantois weiter zwischen Dottersack und seröse Hülle vor. Der Blutgefäßhof ist dadurch in das Innere des Eies verlagert, und die Atmungsfunktion ist ganz und gar von den Blutgefäßen übernommen worden, welche die Allantois an die seröse Hülle herangebracht hat. Ein senkrecht zu diesem, quer durch den

Embryo gelegter Schnitt wird die Verhältnisse noch deutlicher machen. Fig. 64C zeigt einen solchen durch ein etwas älteres Stadium. Der Darm steht nur noch durch den Ductus vitello-intestinalis mit dem Dottersack in Verbindung. Der Ductus vitello-intestinalis ist natürlich von Entoderm ausgekleidet und dieses wird vom visceralen Blatt des Mesoblast umgeben; dann folgt das außerembryonale Coelom und schließlich eine vom Amnion gebildete Scheide. Die Amnionhöhle hat beträchtlich an Größe zugenommen und dementsprechend die Menge der Amnionflüssigkeit. So setzt sich der Embryo immer deutlicher gegen die Eihäute ab. Es bildet sich ein Nabelstrang, der von einer Amnionscheide umgeben ist. In dieser Amnionscheide liegen vom außerembryonalen Coelom umgeben der Stiel des Dottersackes und der Stiel der Allantois. Der Stiel der Allantois und der Zusammenhang von Allantois und Darm konnte in diesem Schema natürlich nicht dargestellt werden. Beginnt der Vogel zu atmen, und das geschieht noch vor dem Ausschlüpfen, indem das junge Tier seinen Schnabel in die innerhalb des Eies an seinem stumpfen Pol gelegene Luftkammer hineinbringt, so hört der Blutkreislauf in den großen Gefäßen der Allantois auf. Die Allantois trocknet nun ein, und wenn der Vogel ausschlüpft und die Schalen abwirft, so werden mit den

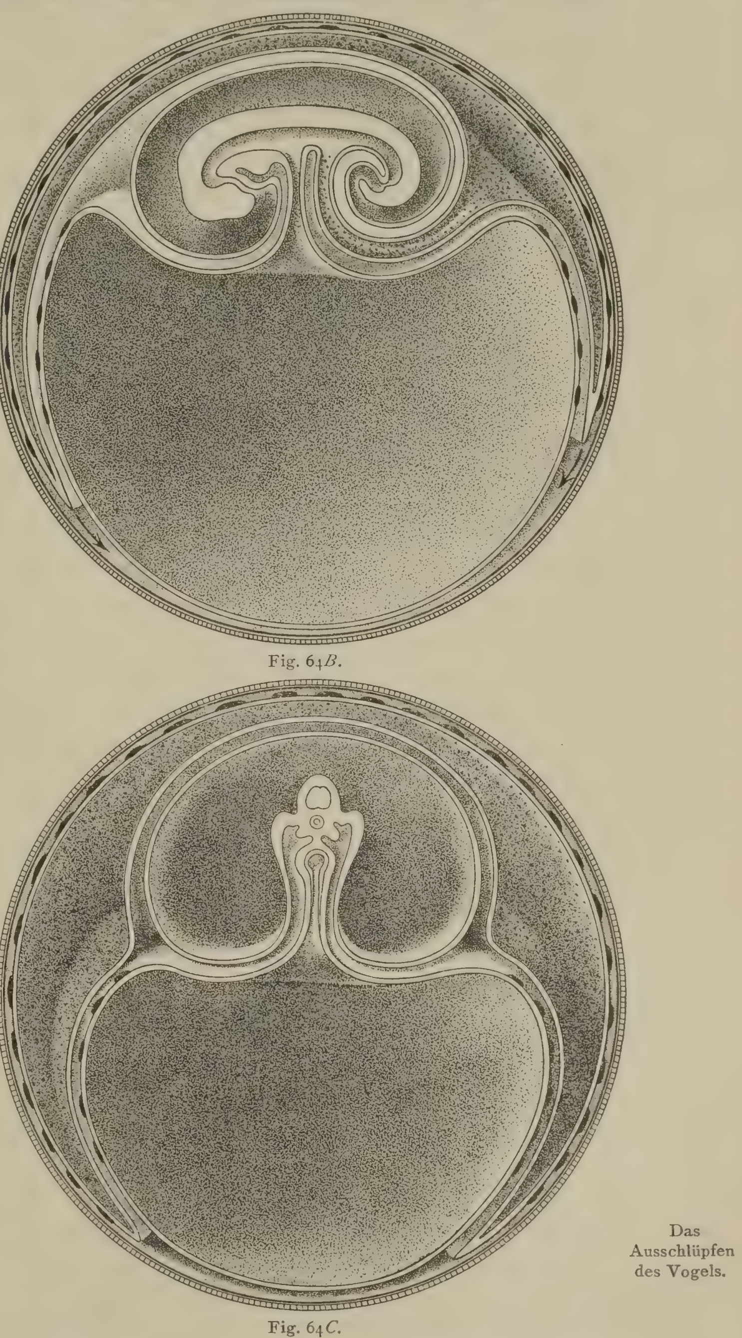


Fig. 64*B*.

Fig. 64*C*.

Das Ausschlüpfen des Vogels.

Schalen auch die unscheinbaren Reste von Allantois und seröser Hülle abgeworfen. Die Gefahr einer Blutung oder gar Verblutung ist also trotz der großen Gefäße der Allantois beim Ausschlüpfen des Vogels aus dem Ei und beim Abwerfen von Allantois und Amnion nicht vorhanden. Während die seröse Hülle und die Allantois abgeworfen wird, wird der Dottersack kurz vor dem Auskriechen in die Leibeshöhle aufgenommen und kann dort bei Vögeln wie bei Reptilien noch längere Zeit nachgewiesen werden.

Schicksal des Dottersacks bei Sauropsiden.

Säuger.

Wenden wir uns nun zu den Säugern, so können wir nicht wie bei den anderen Wirbeltieren mit der Betrachtung der Blastula beginnen, sondern müssen auch noch das Verhalten des ungefurchten Eies und seine Furchung mit berücksichtigen. Die meisten Säuger haben kleine dotterarme Eier mit einem Durchmesser von 0,07—0,2 mm oder wenig mehr; es sind das die höheren Säuger, die Eutheria, zu denen auch der Mensch gehört. Ihnen gegenüber stehen die Monotremen oder die Prototheria und die Beuteltiere oder die Metatheria. Die Prototheria, Echidna und Ornithorhynchus haben Eier von einem Durchmesser von 3,5—4 mm. Diese Eier besitzen einen polständigen Dotter, der wie bei den Sauropsiden aus kugeligen Dotterelementen besteht. Die Furchung ist meroblastisch. An Größe und Dottergehalt zwischen den Eiern der Prototheria und der Eutheria stehen die der Metatheria, der Beuteltiere, sie haben noch ziemlich viel Dotter. Die Eier entwickeln sich im Ovar (Hill. 1910) wie Eier mit polständigem Dotter, sogenannte telolecithale Eier, doch wird der Dotter vor der Furchung ausgestoßen. Die Furchung ist wie die der Eutheria total; es handelt sich in beiden Fällen um sekundär dotterarme Eier. Den Beweis dafür kann man erstens in den Eiern der Prototheria sehen, welche eine Übergangsform von den dotterreichen zu den sekundär dotterarmen Eiern bilden, dann in der Bildung der Eihäute bei den Säugern. Diese entwickeln sich im Prinzip wie bei den Sauropsiden, und ihre Entstehung läßt sich nur durch den Dotterreichtum erklären. So muß man annehmen, daß die Eihäute von Vorfahren der Säuger erworben wurden, welche dotterreiche Eier hatten, daß also die jetzigen dotterarmen Eier der Säugetiere sekundär dotterarm sind. Die Entwicklung der Monotremen, der Prototheria, ist noch zu wenig bekannt, als daß wir hier auf sie eingehen könnten. Die Entwicklung der Beutler, der Metatheria, hat bereits durch Selenka und vor allem neuerdings durch J. P. Hill eine eingehendere Bearbeitung gefunden. Selenkas Beobachtungen beziehen sich auf das Opossun, Didelphys virginiana, die Hills besonders auf einen Raubbeutler, den Tüpfelbeutelmarder, Dasyurus viverrinus. Ich gebe hier zunächst die Schemata Hills über die erste Entwicklung der Metatheria. Fig. 65A stellt einen Schnitt durch ein Furchungsstadium dar, in dem das Ei in acht Zellen zerlegt ist. Diese acht Zellen sind in zwei Ringen zu vier Zellen angeordnet, von jedem Zellring sind im Schnitt zweie getroffen, die des oberen Ringes sind schraffiert, die des unteren punktiert. Die Zellen des oberen Zellringes nennt Hill ,,formative", die des unteren ,,nicht formative". Das Furchungsstadium mit acht Zellen bei Beutlern erinnert außerordentlich an das Achtzellenstadium von Amphioxus. Der Raum innerhalb der beiden Zellringe

ist weder nach oben hin noch nach unten hin abgeschlossen. Innerhalb des oberen Ringes ihn etwas überragend liegt die Dotterkugel, die zu Anfang der Furchung aus der Eizelle ausgestoßen wurde. Das Ei ist von der Zona pellucida und der Schalenhaut umgeben. Die gleichfalls vorhandene Eiweißschicht — eine solche kommt auch bei manchen Eiern höherer Säuger vor — wurde nicht dargestellt. Wenn sich nun die Zellen weiter vermehren, so schieben sich die, welche vom oberen Zellringe abstammen, an der inneren Fläche der Zona pellucida entlang gegen den oberen Pol des Eies hin und schließen dort allmählich die Eihöhle. Ebenso tun das die Abkömmlinge des unteren Zellringes am unteren Eipol; doch gelingt es diesen erst etwas später den Abschluß der Eihöhle zu bewirken. Ist das geschehen, so haben wir ein vollkommen abgeschlossenes Bläschen vor uns, in dessen Innerem außer der Dotterkugel, die allmählich verschwindet, eine eiweißhaltige Flüssigkeit enthalten ist. (Fig. 65 B und C.) Die Grenze zwischen den Zellen, welche vom oberen Zellringe abstammen, und denen, die sich vom unteren herleiten lassen, bleibt noch längere Zeit kenntlich, sie liegt oberhalb des Äquators (Fig. 65 C). Aus den Abkömmlingen des oberen Zellringes wird das Ektoderm des Embryo und das gesamte Entoderm; aus den Zellen, welche vom unteren Zellringe abstammen, entsteht der Trophoblast, d. h. die Ektodermzellen, welche später nach Schwund der Schalenhaut, des Eiweißes und der Zona pellucida der Uteruswand anliegen, um mütterliche Nährstoffe aufzunehmen und zu verarbeiten. Das Entoderm entsteht bei Beutlern durch Einwanderung aus den Zellen des oberen Poles. Diese eingewanderten Zellen bilden bald ein zusammenhängendes Blatt, welches dann entlang der inneren Fläche des Trophoblast die Keimblase umwächst. Die Embryonalanlage wird, wie schon hervorgehoben, von den Abkömmlingen des oberen Zellringes gebildet, doch wollen wir diesen Vorgang hier nicht weiter verfolgen; er scheint sich im wesentlichen durchaus wie bei den Eutheria abzuspielen, bei denen er genauer untersucht ist.

Ektoderm. Entoderm. Trophoblast.

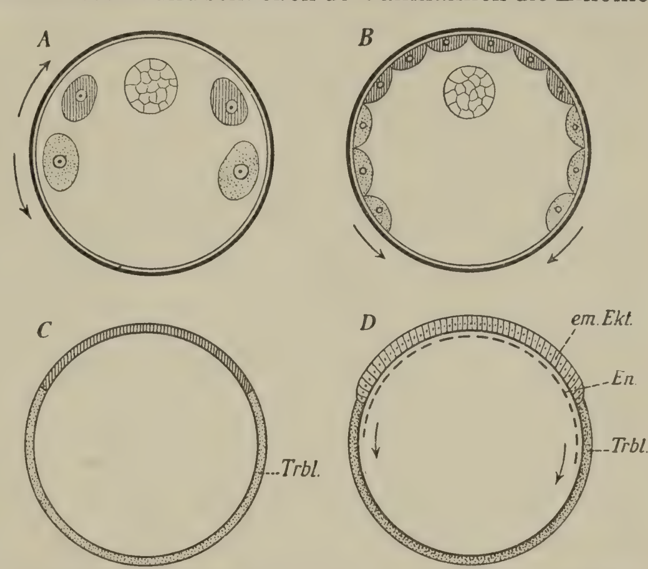


Fig. 65 *A—D*. Schemata für die Entwicklung der Beuteltiere (der Metatheria) *em.Ekt.* embryonales Ektoderm, *En.* Entoderm, *Trbl.* Trophoblast. Nach J. P. Hill. Die nähere Erklärung im Text.

Auf den ersten Blick gestalten sich bei den verschiedenen Säugern, nachdem das Ei durch die Zellteilungsvorgänge der Furchung zu einem soliden Zellklümpchen, zu einer Morula, geworden ist, die Entwicklungsvorgänge recht ab-

weichend voneinander; doch haben die Unterschiede keine so große Bedeutung, als man zunächst glauben könnte. Das menschliche Ei, das besondere Schwierigkeiten bietet, werden wir noch für sich besprechen.

In dem sogenannten Morulastadium, also in dem Stadium, in dem das Ei eine solide, aus Zellen bestehende Kugel bildet, unterscheidet sich die äußerste Zellschicht gegen die im Innern gelegenen Zellen durch ihr besonderes Aussehen (Fig. 66 A 1—4). Wir wollen dabei unerörtert lassen, ob diese äußerste Schicht der Morula durch Umwachsung der im Innern gelegenen Zellen, durch Epibolie, in ihre Lage kommt oder nicht. Jedenfalls hat sie mit der späteren Anlage des Embryo nichts zu tun; sie bildet einen Trophoblast, wie er aus dem unteren Zellringe des achtzelligen Beuteltiereies hervorging, und ist diesem zu vergleichen.

Zwischen der inneren Zellmasse und dem Trophoblast erscheint von einem gewissen Zeitpunkt an eine eiweißhaltige Flüssigkeit. Diese drängt die äußeren Zellen, den Trophoblast, von der inneren Zellmasse immer weiter ab, und nur an dem einen Pol bleibt die innere Zellmasse mit dem Trophoblast in Verbindung. Meist wächst zu dieser Zeit das Ei ziemlich schnell (Fig. 66 B 1—4). Von nun an treten Verschiedenheiten ein. Bei einigen Säugern, so z.B. bei Igel und Fledermäusen, höhlt sich die innere Zellmasse aus, und von ihr spaltet sich an ihrem freien Pol die innere Keimschicht, das Entoderm, ab (Fig. 66 C 1,2 und 4). Das Entoderm umwächst nun das Ei an der Innenfläche des Trophoblast entlang (Fig. 66 D_1—D_4); bei einzelnen Tieren ist diese Umwachsung außerordentlich frühzeitig vollendet, bei anderen kommt es überhaupt nicht zu einer völligen Umwachsung. Das ist nebensächlich und in den Schematen ist deshalb kein Wert darauf gelegt worden. Aus der unteren Wand des in der inneren Zellmasse entstandenen Hohlraumes bildet sich der Embryonalschild, und auf diesem entsteht ein Primitivknoten, aus dem Mesoderm hervorwuchert und sich zwischen die beiden primären Keimblätter einschiebt. Aus dem Primitivknoten wird dann ein richtiger Primitivstreifen (Fig. 66 E_1), der zeitweise den größten Teil des Keimschildes durchsetzt. Er bildet sich in derselben Weise um, wie wir das für die Vögel genauer besprochen haben. In Fig. 66 E_1 sehen wir diesen Primitivstreifen quer zu seiner Längsachse getroffen. Das Mesoderm wächst peripherwärts und spaltet sich außerhalb der Embryonalanlage in ein parietales und ein viscerales Blatt. Der so entstandene Spalt ist das außerembryonale Coelom. Der Hohlraum innerhalb der inneren Zellmasse geht unmittelbar in die Amnionhöhle über und, indem sich das Mesoderm allmählich auch zwischen den Trophoblast und die seitliche und obere Wand der an der inneren Zellmasse entstandenen Höhlung einschiebt, kommt es zu der Ausbildung eines typischen Amnion (Fig. 66 F_1).

Embryonalschild. Primitivknoten. Primitivstreifen. Amnion.

Bei anderen Säugern, z. B. dem Schwein, dem Schaf, dem Reh, öffnet sich die in der inneren Zellmasse entstandene Höhle nach außen (Fig. 66 D_2). Die Einbuchtung gleicht sich aus, und der Embryonalschild, der sich nun bildet, liegt also auf der Oberfläche des Eies; in ihm entsteht erst ein Primitivknoten, dann ein Primitivstreifen, von dem Mesoderm auswuchert (Fig. 66 E_2). Um den

Embryonalschild erheben sich nun in ähnlicher Weise, wie wir das bei den Vögeln gesehen haben, die Amnionfalten (Fig. 66 F_2) und schließen sich später zur Amnionhöhle. Inzwischen ist, wie das auch Fig. 66 F_2 zeigt, das Mesoderm

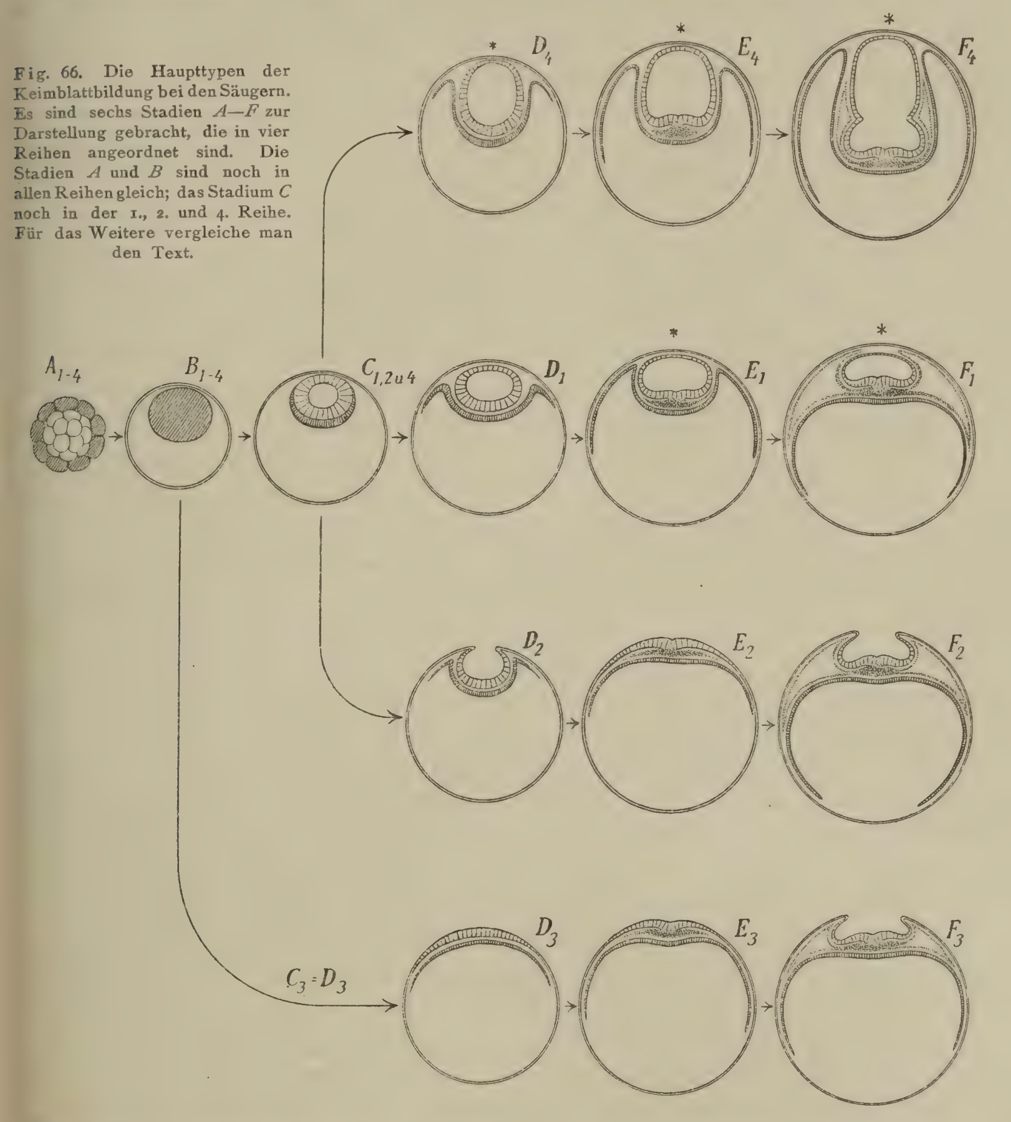


Fig. 66. Die Haupttypen der Keimblattbildung bei den Säugern. Es sind sechs Stadien *A—F* zur Darstellung gebracht, die in vier Reihen angeordnet sind. Die Stadien *A* und *B* sind noch in allen Reihen gleich; das Stadium *C* noch in der 1., 2. und 4. Reihe. Für das Weitere vergleiche man den Text.

peripherwärts gewachsen und hat sich in ein parietales und viscerales Blatt gespalten, die beide das außerembryonale Coelom begrenzen.

Wieder einen anderen Typus bieten manche Raubtiere dar. Er zweigt bei einem Verhalten, wie es die Fig. 66 B (1—4) zeigt, ab. Hier liegen die Zellen der Embryonalanlage sehr früh frei an der Oberfläche des Eies, und an der Oberfläche des Eies bildet sich auch der Embryonalschild (Fig. 66 C_3 und D_3). Auf diesem Keimschild entsteht ein Primitivknoten mit der typischen Mesodermwucherung, und aus dem Primitivknoten entwickelt sich dann entspre-

chend wie bei den anderen Säugern und den Vögeln ein Primitivstreifen (Fig. 66 E_3). Das Mesoderm wächst peripherwärts; außerhalb des Embryonalschildes entsteht in ihm das außerembryonale Coelom. Die Amnionfalten erheben sich rings um den Embryonalschild und schließen sich später zur Amnionhöhle. Die Fig. 66 F_3 zeigt diese Vorgänge, die Amnionfalten sind noch nicht geschlossen. Als eine Abart dieses Typus können wir vielleicht ein Verhalten betrachten, wie es bei dem so vielfach untersuchten Kaninchen vorkommt; ich habe es nicht weiter durch Schemata verdeutlicht. Auch beim Kaninchen entsteht in der inneren Zellmasse kein Hohlraum und die Zellen der zukünftigen Zellmasse breiten sich aus; sie berühren aber dabei zunächst noch nicht wirklich die Oberfläche, sondern werden in dem der Fig. 66 C_3 entsprechenden Stadium noch von einer ganz dünnen Schicht von Trophoblastzellen überlagert. Man hat diese nach ihrem Entdecker die Raubersche Deckschicht genannt, und sie hat zeitweise eine große Verwirrung in der Keimblattlehre hervorgerufen. Die Zellen der Rauberschen Deckschicht verschwinden nach kurzer Zeit, und dann verhält sich das Ei des Kaninchens durchaus entsprechend den Schematen, die in den Fig. 66 D_3 und F_3 gegeben sind.

Aber auch einen anderen Weg kann die Entwicklung der Säugetiere noch einschlagen. Er schließt an das in Fig. 66 B 1—4 wiedergegebene Schema an und ist in den Fig. 66 D_4—F_4 dargestellt. Es scheint dieser Typus der Entwicklung besonders bei Eiern vorzukommen, die früh mit der Uterusschleimhaut verwachsen oder sich gar in sie einfressen und dadurch in der Möglichkeit beschränkt werden sich auszudehnen. Die innere Zellmasse mit der in ihr enthaltenen Höhle wächst bei solchen Eiern gegen das Innere vor (Fig. 66 D_4), und nun vollziehen sich tief im Inneren des Eies die Bildung des Keimschildes, des Primitivknotens (Fig. 66 E_4), des Primitivstreifens, des außerembryonalen Coeloms und des Amnion. Die äußeren Schichten der Eiwand, in die eingestülpt wir diesen Embryonalzapfen finden, bestehen aus Ektoderm (Trophoblast) und in größerer oder geringerer Ausdehnung aus Entoderm. Da diese Schichten außerordentlich dünn sind, hat man sie früher übersehen und den eingestülpten Embryonalzapfen für das ganze Ei gehalten. Da fand man dann die Keimblätter in umgekehrter Reihenfolge, wie man sie erwartete; zu äußerst das Entoderm, dann das Mesoderm und zu Innerst das Ektoderm und wurde an der ganzen Keimblattlehre irre. Man sprach von einer Umkehr der Keimblätter. Man kann sie noch weiter ins Extrem getrieben finden, wie es in den Schematen wiedergegeben ist, so beim Meerschweinchen; doch liegen im Prinzip die gleichen Verhältnisse vor. Wie sehr die Entwicklung in den Eiern mit sogenannter Umkehr der Keimblätter in allem wesentlichen der Entwicklung der anderen Säugetiereier entspricht, macht man sich am leichtesten klar, wenn man sich die in der inneren Zellmasse entstandene Höhle in den Fig. 66 D_4, E_4 und F_4 am oberen Pol an der mit einem Stern bezeichneten Stelle geöffnet und nun die Einstülpung des Eies ausgeglichen denkt.

Sog. Umkehr der Keimblätter.

Vergleich des Primitivstreifenstadiums der

Schon aus den Betrachtungen, welche wir eben angestellt haben, ergibt es sich, daß die Entwicklungsvorgänge von dem Abschluß der Furchung bis zur

Säuger mit dem der Sauropsiden

Anlage des Primitivstreifens sich sehr wohl mit denen bei Vögeln und Reptilien vergleichen, ja von ihnen durch die Annahme von Dotterschwund ableiten lassen. Das gleiche gilt für die an das Primitivstreifenstadium sich anschließende Entwicklung. Der Primitivstreifen bildet sich bei Säugern in ganz entsprechender Weise zurück wie bei den Vögeln. An seinem vorderen Ende kann auch ein Canalis neurentericus zur Ausbildung kommen, so geschieht das selbst noch beim Menschen. An seinem hinteren Ende, das sich bei den Vögeln auf die ventrale Seite des Körpers herumschlägt, wird eine Kloakenmembran sogar früher deutlich als bei den Vögeln. Man spricht hier vielfach von einer Kloakenmembran, nicht von einer Aftermembran, denn bei den Säugern legt sich zunächst eine Kloake an, in die sowohl die Harnblase und die Geschlechtsgänge als der Enddarm einmündet. Diese Kloake wird dann sekundär aufgeteilt, und damit zerfällt die Kloakenmembran in die Verschlußmembran des Sinus urogenitalis, in den Harnblase und Geschlechtsgänge einmünden, und in die definitive Aftermembran. Doch da man von einem Kloakenafter spricht, ist die Bezeichnung Aftermembran auch für die ursprüngliche Bildung im gleichen Sinne zulässig, wie sie für die Sauropsiden gebraucht wird.

Auch die Abhebung der eigentlichen Embryonalanlage geschieht gerade so wie bei den Vögeln und Reptilien, und ebenso legt sich auch eine Rumpfschwanzknospe an.

Die Entwicklung des Nervensystems, die Gliederung des Mesoderms und seine weiteren Umbildungen lassen sich vielfach bis ins Einzelne mit den entsprechenden Vorgängen bei den Sauropsiden, ja bei den niederen Vertebraten vergleichen. Besonders hervorgehoben sei, daß bei Säugern, Vögeln und Reptilien wie bei den Amphibien und Fischen Kiementaschen und Kiemenfurchen auftreten, wenn diese auch nicht immer ineinander durchzubrechen brauchen. Kiemenbogen, außen abgegrenzt durch Kiemenfurchen, innen durch Kiementaschen, kommen also allen Wirbeltieren zu.

Beziehungen des Säugereies zum mütterlichen Organismus.

Die Abweichungen, welche die Entwicklung der Säuger von der der Sauropsiden zeigt, erklären sich außer durch den Dotterschwund, auf den bereits hingewiesen wurde, durch die innigen Beziehungen, welche das Ei der Säuger früher oder später zu dem mütterlichen Organismus gewinnt, und zwar erklären sich auch die vielfachen Unterschiede in den frühen Stadien der Säugetierentwicklung wohl meist durch die besondere Art und Weise und die Zeit, von der an das Ei der Mutter die Nahrung entnimmt. Ich kann hier nur darauf hindeuten, daß die Verbindung mit dem mütterlichen Organismus zum Zwecke der Nahrungsentnahme in sehr mannigfacher Weise geschehen kann. So ist gerade das Verhalten des Dottersacks und der Allantois bei den verschiedenen Säugern sehr verschieden. Allgemein ergibt sich ein Unterschied gegenüber den Sauropsiden; während bei diesen zur Zeit des Ausschlüpfens nur das Amnion und die Allantois abgeworfen werden, der Dottersack aber in den Körper aufgenommen wird, geht bei den Säugern auch der Dottersack bei der Geburt zugleich mit Amnion und Allantois verloren.

Dottersack.

Mensch. Wenden wir uns jetzt zur Entwicklungsgeschichte des Menschen, so müssen wir zunächst hervorheben, daß die ersten Stadien der Entwicklung beim Menschen noch durchaus unbekannt sind. Wenn man auch in den letzten Jahren einige sehr kleine menschliche Eier aufgefunden und sorgfältig bearbeitet hat, so waren in diesen jüngsten Eiern, deren Alter von der Befruchtung gerechnet, man wohl auf 12—15 Tage schätzen darf, bereits alle drei Keimblätter angelegt. Besonders auffällig ist dabei sowohl die Kleinheit der Eier und Embryonalanlagen, als das Vorhandensein des Mesoderms trotz des Fehlens eines Primitivknotens oder Primitivstreifens. Die Maße der beiden kleinsten menschlichen Eier werden zu 1,95 : 0,95 : 1,10 und zu 2,4 : 1,8 mm angegeben, die Längen der Embryonalanlagen zu etwa 0,15 und 0,19 mm. Das Mesoderm muß in diesen Eiern also unabhängig von einer Primitivknoten- und Primitivstreifenbildung entstanden sein, und doch finden wir bei etwas älteren Eiern nicht nur einen sehr gut entwickelten Primitivstreifen vor, sondern dieser Primitivstreifen verhält sich auch genau so zum Ektoderm und Mesoderm, wie bei anderen Säugern und den Vögeln. Fig. 67 gibt einen schematischen Durchschnitt, an dem man sich den Aufbau der jüngsten, bis dahin beobachteten menschlichen Eier klar machen kann. Die äußerste Schicht des kleinen Eibläschens ist der verhältnismäßig sehr dicke Trophoblast (*Trbl.*), den wir als eine ektodermatische Bildung ansprechen dürfen. Von dem oberen Pol dieser Trophoblasthülle ragt der Embryonalzapfen in eine Höhle hinein, welche das Innere des Eies einnimmt. Gegen diese Höhle zu ist der Trophoblast von einer Zellschicht umzogen, welche als Mesoderm (*Ms.*) zu betrachten ist. Diese Zellschicht setzt sich auf den Embryonalzapfen fort. Im Embryonalzapfen selbst haben wir zwei Höhlungen. Die oben gelegene ist als Amnionhöhle (*AmnH*), die unten gelegene als Dottersackhöhle (*DSH*) aufzufassen. Die Amnionhöhle ist von Ektoderm ausgekleidet, der Dottersack, der auch noch die ganze Anlage des Darms enthält, von Entoderm. Zwischen Amnionhöhle und Dottersack liegt die Embryonalanlage. Wir können jetzt auch noch das Mesoderm genauer deuten; soweit es den Trophoblast innen auskleidet und das Ektoderm der Amnionwand überzieht, ist es als parietales Blatt des Mesoderms aufzufassen, so weit es den Dottersack umgibt als viscerales Blatt. Der Hohlraum innerhalb des Mesoblast ist das außerembryonale Coelom (*C*). In den allerjüngsten Stadien wird es noch von locker angeordneten Zellsträngen durchzogen, die in unserem Schema nicht zur Darstellung gebracht sind. Man kann so schließen, daß dies außerembryonale Coelom durch Spaltbildung entsteht. Eier des eben besprochenen Stadiums liegen schon innerhalb der Uterusschleimhaut. In diese sind sie offenbar aktiv eingewandert, ja sie haben sich sozusagen eingefressen. Man kann dies, von Analogien bei anderen Säugern abgesehen, schon daraus schließen, daß zweifellos von nun an der Trophoblast dieses Einfressen in das mütter-

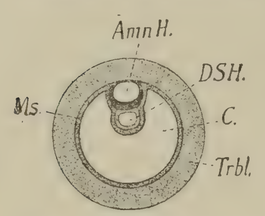


Fig. 67. Schematischer Durchschnitt durch ein junges menschliches Ei. *AmnH.* Amnionhöhle, *C.* außerembryonales Coelom, *DSH.* Dottersackhöhle, *Ms.* Mesoderm, *Trbl.* Trophoblast. Nach Keibel, vgl. Keibel u. Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

liche Gewebe weiter vollzieht. Er rückt dabei gegen die Drüsen und die Blutgefäße der mütterlichen Schleimhaut vor und eröffnet dieselben. Aus den mütterlichen Gefäßen ergießt sich nun Blut in das Lacunensystem, welches sich inzwischen im Trophoblast ausgebildet hat. Das mütterliche Blut wird hier zunächst zum Teil vielleicht direkt als Nahrung verwandt — Analogien dazu finden wir bei vielen Säugern —; allmählich aber bildet sich in dem Lacunensystem des Trophoblast eine geregelte Zirkulation aus; das zirkulierende Blut dient dann als Nahrungs- und Sauerstoffträger und führt zugleich die Abbauprodukte des Eies fort. In die Trophoblastbalken wächst nun parietales Mesoderm hinein. Dies Einwachsen geschieht so, daß die einwachsenden Mesodermbalken sich nicht netzförmig miteinander verbinden, wie das ursprünglich die das Lacunensystem durchsetzenden Trophoblastbalken tun, sondern daß sie verzweigte Bäumchen bilden. So kommen die Chorionzotten zustande. Die Räume zwischen den Chorionzotten, in denen mütterliches Blut kreist, nennt man nun intervillöse Räume. Ursprünglich ist (Fig. 68) das ganze Ei von Zotten umgeben, und in diesen Zotten kommen bald embryonale Gefäße zur Ausbildung, in denen dann das Blut des Embryo kreist. Mütterlicher und foetaler Kreislauf bleiben stets geschieden. Später bildet sich der größte Teil der Chorionzotten zurück; nur an einer Stelle, normalerweise dort, wo das Ei der Uteruswand zugewendet ist, kommen sie zu mächtigster Ausbildung und lassen die Placenta entstehen.

Chorionzotten.

Intervillöse Räume.

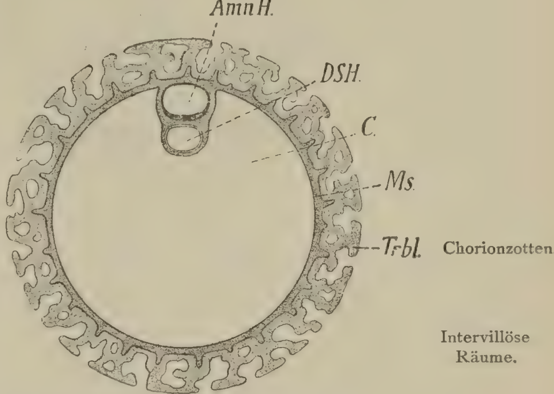


Fig. 68. Schematischer Durchschnitt durch ein menschliches Ei mit noch unverzweigten mesodermalen Chorionzotten. *AmnH.* Amnionhöhle, *C.* außerembryonales Coelom, *DSH.* Dottersackhöhle, *Ms.* Mesoderm, *Trbl.* Trophoblast. Nach Keibel, vgl. Keibel u. Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Placenta.

Für die weitere Entwicklung des menschlichen Embryonalgebildes seien nun zunächst noch in Fig. 69 und 71 ein paar schematische Medianschnitte gegeben, die durch einige Bilder der entsprechenden Embryonalanlage (Fig. 70 und 72) ergänzt werden. Auf Fig. 69 sehen wir den Embryonalschild noch zur Hälfte etwa vom Primitivstreifen durchzogen, an dessen vorderem Ende ein Canalis neurentericus (*Can. n.*), an dessen hinterem die Anlage einer After- oder Kloakenmembran (*Af.*) kenntlich ist. Auf dem vor dem Primitivstreifen gelegenen Teile des Embryonalschildes sind, wie das die Fig. 70 A und B zeigen, bereits niedrige Medullarwülste vorhanden, welche eine flache Medullarrinne zwischen sich lassen. Der Kopffortsatz ist als Chordaanlage (*Ch.*) in das Entoderm eingeschaltet. In dem den Dottersack einhüllenden visceralen Mesoderm finden wir die Anlagen von Blut und Blutgefäßen. Die Oberfläche des Dottersackes erscheint dadurch höckerig, wie das auch in Fig. 70 A zur Darstellung gekommen ist. Das Embryonalgebilde ist durch einen mit dem hinteren Teil des Amnion verbundenen Mesoderm-

Canalis neurentericus.

Chorda.

Dottersack

strang mit dem Chorion, der mit Zotten bedeckten serösen Hülle, verbunden. In diesen Strang, den „Bauchstiel", hinein hat sich vom Entoderm aus ein enger Kanal entwickelt, der mit einer kleinen Erweiterung endet. Dieser Kanal stellt die entodermale Allantois (*All.*) des Menschen, ein durchaus rudimentäres Gebilde, dar. Eine freie bläschenförmige Allantois besitzt der Mensch nicht. Fig. 70 A zeigt den Embryonalschild von oben; das Amnion ist an seiner Wurzel abgeschnitten; der Bauchstiel ist quer durchschnitten und zeigt in seinem Inneren den Allantoisgang; im Hintergrunde erkennt man den Dottersack. Fig. 70 B gibt die gleiche Embryonalanlage von links und hinten her wieder. Hier ist nicht nur das Amnion, sondern auch der Dottersack an seiner Wurzel entfernt; dagegen ist der Bauchstiel und

Bauchstiel.

Allantois.

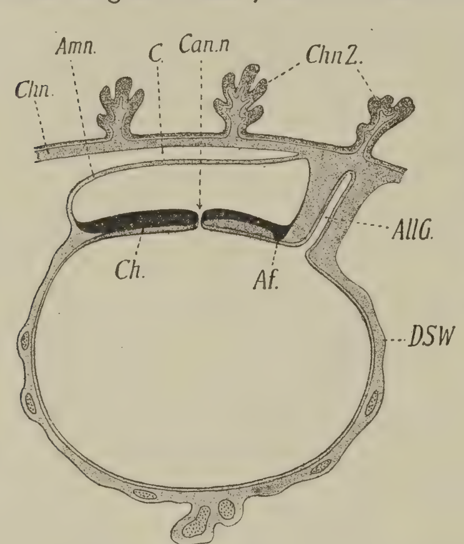


Fig. 69. Medianer Sagittalschnitt durch ein menschliches Embryonalgebilde; auch der Teil des Chorion, an dem das Embryonalgebilde durch den sogenannten Haft- oder Bauchstiel befestigt ist, wurde dargestellt. *Af.* Aftermembran (Kloakenmembran), *AllG.* Allantoisgang, *Amn.* Amnion, *C.* außerembryonales Coelom, *Can.n.* Canalis neurentericus, *Ch.* Chorda dorsalis, *Chn.* Chorion, *ChnZ.* Chorionzotten, *DSW.* Dottersackwand. Zwischen *Can.n.* u. *Af.* liegt der Primitivstreifen. Nach Keibel, vgl. Keibel u. Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

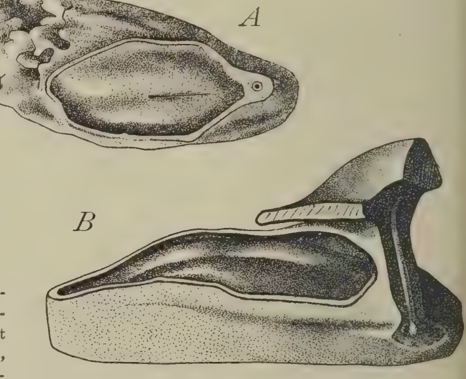


Fig. 70 *A* u. *B*. Modelle einer menschlichen Embryonalanlage im Primitivstreifenstadium. *A* von der Rückenseite, *B* von der linken Seite. Nach Keibel und Elze. Aus Keibel und Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

der Teil des Chorion, an welchem er inseriert, erhalten. Im Bauchstiel ist der Allantoisgang freigelegt.

Die Fig. 71 und 72 stellen die Verhältnisse eines etwas älteren Embryo dar, eines Embryo, der seinerzeit vom Grafen Spee beschrieben wurde und in der Entwicklungsgeschichte des Menschen eine große Rolle gespielt hat. In Fig. 72 ist der Embryo von oben gesehen; das Amnion ist eröffnet und an seiner Wurzel abgetragen. Der Primitivstreifen nimmt nur noch einen kleinen Teil des Embryonalgebildes ein, sein hinteres Ende ist abgebogen und im Begriff sich nach der ventralen Seite hin umzuschlagen. Auf dem Primitivstreifen ist eine sehr deutlich ausgesprochene Primitivrinne entwickelt; an seinem vorderen Ende findet sich ein Canalis neurentericus. Die Medullarwülste haben sich nun stärker erhoben, und die Medullarrinne ist deutlicher geworden. Die Medullarwülste umfassen das vordere Ende des Primitivstreifens mit dem Canalis neurentericus. Unter dem Embryo liegt der Dottersack, dessen Oberfläche durch die Anlagen des Blutes und der Gefäße höckerig erscheint. Das hintere Ende des Embryo wird

Primitivstreifen.

durch den Bauchstiel mit dem Chorion verbunden. Dem Gesagten braucht für die Erklärung des medianen Sagittalschnittes (Fig. 71) nichts hinzugefügt zu werden.

Die weitere Entwicklung verläuft beim Menschen im Prinzip durchaus wie bei den anderen Säugern und Wirbeltieren. Fig. 73 zeigt wie der Embryo

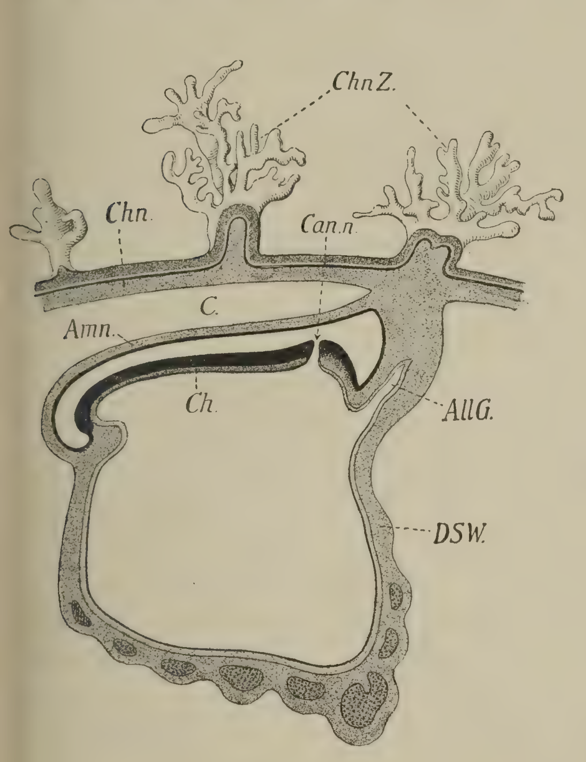


Fig. 71. Medianer Sagittalschnitt durch einen jungen menschlichen Embryo mit sich ventralwärts umschlagenden Primitivstreifen. Auch das Amnion, der Bauchstiel und ein kleiner Teil des Chorion mit drei Zottenbäumchen ist dargestellt. *AllG.* Allantoisgang, *Amn.* Amnion, *C.* außerembryonales Coelom, *Can.n.* Canalis neurentericus, *Ch.* Chorda dorsalis, *Chn.* Chorion, *ChnZ.* Chorionzotten, *DSW.* Dottersackwand. Vgl. Keibel und Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

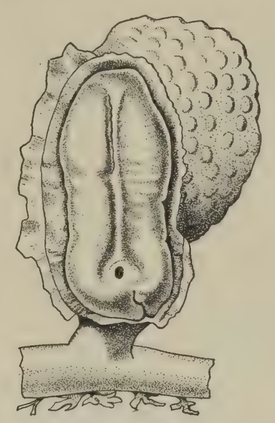


Fig. 72. Menschlicher Embryo von der dorsalen Seite gesehen. Die Figur 71 stellt einen medianen Sagittalschnitt durch diesen Embryo dar. Nach Graf Spee. Aus Keibel u. Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

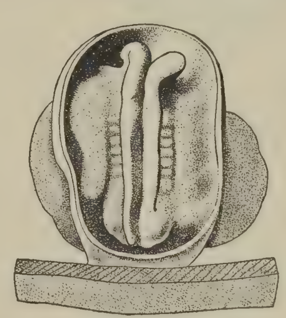


Fig. 73. Menschlicher Embryo, der sich vom Dottersack abzuheben beginnt, von der dorsalen Seite. Nach Keibel und Elze. Aus Keibel u. Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

sich vom Dottersacke abzuheben beginnt. Das Amnion ist nahe an seiner Wurzel durchgeschnitten, man sieht von oben auf den Embryo. Die Medullarrinne ist tief, aber noch durchweg offen. Am caudalen Ende umgreifen die Medullarwülste das vordere Ende des Primitivstreifens mit dem Canalis neurentericus. Zu jeder Seite der Medullaranlage sind 5—6 Ursegmente kenntlich. Die drei vordersten dieser Ursegmentpaare gehören noch dem Kopf an. Es ergibt sich demnach, daß das, was hier bei diesem Embryo angelegt ist, im wesentlichen dem Kopf und dem obersten Teil des Halses entspricht; diesem Gebiet gehört auch das Herz ursprünglich an. In dem kurzen hinteren Ende mit der sich eben ausbildenden Rumpfschwanzknospe liegt noch das Ma-

terial für den ganzen übrigen Körper. Mit dem Chorion ist der Embryo durch einen kurzen Bauchstiel verbunden.

Ein viel älteres Stadium zeigt die Fig. 74. Ich gebe sie hier noch, um das Vorkommen der Kiemenbogen und eines Schwänzchens beim menschlichen Embryo zu demonstrieren. Der Bauchstiel des Embryo, der sich zum Nabelstrang umzugestalten beginnt, ist kurz abgeschnitten, seine Schnittfläche ist uns zugekehrt. Der Embryo ist nicht nur stark zusammengekrümmt, sondern auch spiralig gedreht. Am vorderen Ende des Kopfes wird das Riechfeld deutlich, die Hauptanlage des Riechorganes, dahinter das Auge. Dann kommt die Reihe der Kiemenbogen. Sie und der vordere Teil des Kopfes liegen dem mächtigen Herzwulst auf. Die Extremitäten sind stummelförmige Platten; der Schwanz klemmt sich zwischen Herzwulst und Bauchstiel.

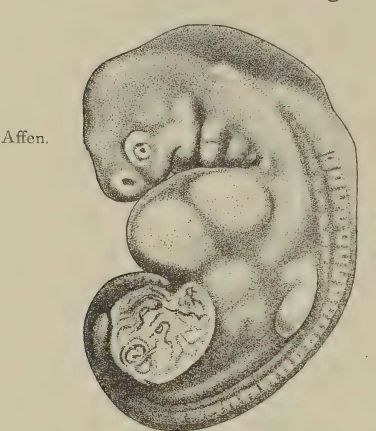


Fig. 74. Menschlicher Embryo aus der vierten Woche von der linken Seite. Nach Keibel und Elze. Aus Keibel und Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Affen.

An dieser Stelle ist es auch wohl am Platze etwas über die Entwicklung der Affen zu sagen, die in der letzten Zeit vor allem auf Grund des von Selenka und Hubrecht zusammengebrachten Materials durch die Untersuchungen Selenkas und anderer in den Grundzügen klar gelegt ist. Es ist bekannt, wie heftig über die Ähnlichkeit und Unähnlichkeit von Affen- und Menschenembryonen vor breitester Öffentlichkeit gestritten wurde. Es geschah das, weil man diese Ähnlichkeit als einen Beweis für die Verwandtschaft von Mensch und Affen verwerten wollte. Wir werden später noch erörtern, inwiefern Übereinstimmung in der Entwicklung auf gemeinsame Abstammung hindeutet; doch sei schon hier hervorgehoben, daß die nahe morphologische Verwandtschaft zwischen Affen, besonders anthropoïden Affen, und Mensch wohl kaum mehr Gegenstand der Diskussion zu sein braucht, und für diese Verwandtschaft bringt auch die Entwicklungsgeschichte zahlreiche Belege bei. Von den ersten Entwicklungsvorgängen, von der Furchung, ist bei den Affen nur ein Stadium bekannt. Hubrecht fand etwa in der Mitte des Eileiters eines Macacus nemestrinus ein aus vier Zellen bestehendes Ei.

Vergleich der Entwicklung aller Wirbeltiere.

Wir haben nun die erste Anlage des Wirbeltierleibes bei den Vertretern der Hauptklassen der Wirbeltiere kennen gelernt. Wir haben gesehen, wie auf scheinbar recht abweichenden Wegen sich bei allen Wirbeltieren ein Stadium herausbildet, das bis in Einzelheiten hinein bei den verschiedenen Wirbeltieren zu vergleichen ist. In diesem Stadium hat der Körper der Wirbeltiere einen verhältnismäßig einfachen Aufbau. Sein Achsenskelett ist die Chorda dorsalis. Dorsal von der Chorda liegt die Anlage des Nervensystems, das Medullarrohr, ventral der Darm. Rechts und links von dem Medullarrohr finden wir die Ursegmente mit ihren Ursegmenthöhlen. Noch weiter lateral bzw. ventral liegt das parietale und das viscerale ungegliederte Mesoderm; das viscerale überkleidet das Entoderm des Darms bzw. des Dottersackes; das parietale folgt

der aus dem Ektoderm abstammenden primitiven Epidermis. Zwischen parietalem und visceralem Mesoderm liegt die Leibeshöhle, das Coelom, das zunächst noch mit den Urwirbelhöhlen in Zusammenhang steht. Peripherwärts andererseits steht das Coelom bei den Tieren, welche einen großen Dotter haben, und bei den Säugetieren, mit der außerembryonalen Leibeshöhle in Verbindung.

Die hier als Fig. 75 A—E wiedergegebenen Schemata veranschaulichen die wesentlichsten Typen: A den Amphioxus, B die Amphibien, C die Selachier, D die Sauropsiden und E die Säuger. In den Schematen C und D ist dabei nur

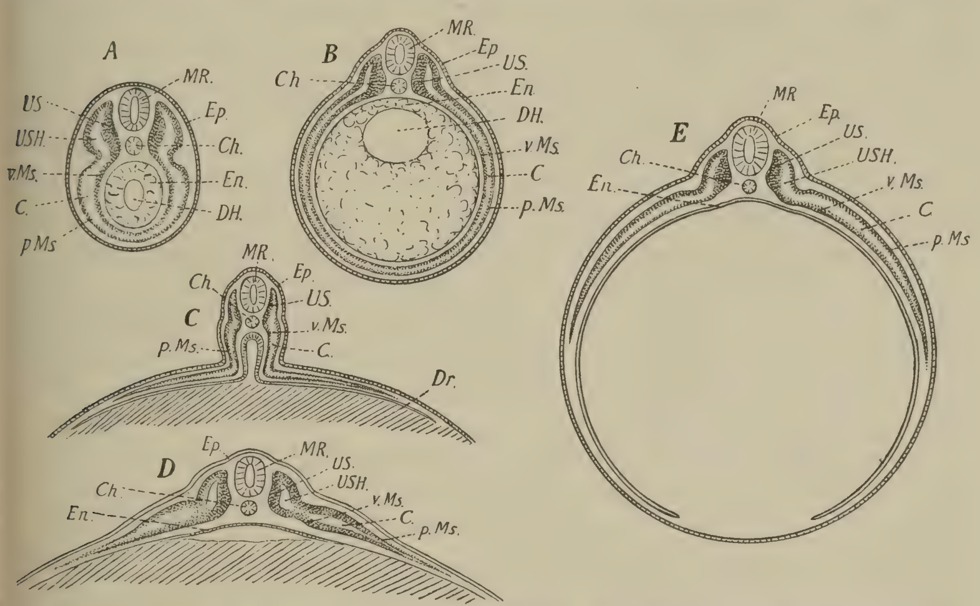


Fig. 75 *A—E*. Querschnitte durch Embryonen bei den Haupttypen der Wirbeltiere. Bei Sauropsiden und Säugern ist von Amnion und Allantois abgesehen, um die Übereinstimmung im Grundplan besser hervortreten zu lassen. Bei den Selachiern und Sauropsiden ist nur ein Teil des Dotters dargestellt. Die Schemata stellen dar: *A* den Typus des Amphioxus, *B* den der Amphibien, *C* den der Selachier, *D* den der Sauropsiden und *E* den der Säuger. *C.* Coelom, *Ch.* Chorda dorsalis, *DH.* Darmhöhle, *Dr.* Dotter, *En.* Entoderm, *Ep.* primitive Epidermis (Ektoderm nach Ausschaltung der Anlage des Nervensystems), *MR.* Medullarrohr, *p.Ms.* parietales Blatt des Mesoderm, *US.* Ursegment, *USH.* Ursegmenthöhle, *v.Ms.* viscerales Blatt des Mesoderm.

der obere Teil des Dotters dargestellt, sowohl in D wie in E ist die Bildung des Amnion der serösen Hülle und der Allantois vernachlässigt. Von diesem Stadium an verläuft nun die Entwicklung bei allen Wirbeltieren im Prinzip durchaus gleichartig. Die homologen Organe entstehen aus dem gleichen Keimblatt und in entsprechender Weise. Wenn sich scheinbar Abweichungen finden, so lassen sie sich durch den Dotterreichtum oder durch zeitliche Verschiebungen leicht erklären.

Gastraeatheorie. Coelomtheorie.

So ist es denn gewiß gerechtfertigt auch die ersten Stadien und die Vorgänge, welche sich bei ihrer Entwicklung abspielen, miteinander zu vergleichen und in Zusammenhang zu bringen. Es ist das von Ray-Lancaster und Häckel durch die Gastraeatheorie und von Oskar und Richard Hertwig durch die Coelomtheorie geschehen, und beide Theorien haben außerordentlich anregend auf das Studium der Wirbeltierentwicklung gewirkt. Doch führten

sie gerade bei Wirbeltieren auch zu Einseitigkeiten, indem sie dazu verleiteten, daß man die sämtlichen, grundlegenden Vorgänge der Wirbeltierentwicklung in das Schema der Amphioxusentwicklung zu pressen versuchte. Überall sollte die Bildung des Entoderms auf Invagination zurückgeführt werden, und überall sollten auch Chorda und Mesoderm durch irgendwelche Abfaltungsprozesse vom Entoderm aus gebildet werden. Nun finden wir aber die Bildung des Entoderms und die des Mesoderms und des Coeloms bei den Wirbeltieren durchaus nicht immer in der Verknüpfung wie beim Amphioxus, und man darf weiter nicht vergessen, daß doch die Gastrulation ein Vorgang ist, der bei allen vielzelligen Tieren vorkommt. Man sollte deshalb in seine Definition weder seine Beziehungen zur Mesoderm- und Chordabildung noch auch den Vorgang der Invagination aufnehmen. Bei den Wirbellosen haben wir ja keine Chorda, und das Mesoderm bzw. Mesenchym verhält sich bei ihnen durchaus anders als bei den Wirbeltieren. Ferner finden wir bei den Wirbellosen, daß das Entoderm sich vielfach nicht durch Invagination bildet. Es kann hier auch entstehen durch Abspaltung, Delamination, durch Einwanderung von Zellen, Immigration und durch Umwachsung, Epibolie, durch einen Vorgang, bei dem die Ektodermzellen die Entodermzellen umwachsen. Merkwürdig ist dabei, daß die Gastrulation sogar bei nahe verwandten Tieren bald in der einen, bald in der anderen dieser Formen vor sich gehen kann.

Die Gastrulation.

Definition der Gastrulation.

Mit Berücksichtigung dieser Tatsachen definiere ich Gastrulation als den Vorgang, durch welchen sich die Zellen des Keimes vielzelliger Tiere in eine äußere und eine innere beziehungsweise eine obere und eine untere Zellschicht, in Ektoderm und Entoderm sondern. Das Material für Mesoderm und Chorda kann dabei bald der oberen, bald der unteren Keimschicht zugeteilt werden, oder teilweise in der einen, teilweise in der anderen enthalten sein. Es sind daher die obere und die untere Keimschicht oder, wenn man es in diesem Sinne brauchen will, Ektoderm und Entoderm, in der Reihe der Wirbeltiere nicht miteinander zu homologisieren. Wir haben die Bildung des Mesoderms und der Chorda als einen ursprünglich von der Gastrulation selbständigen Vorgang aufzufassen, der durch zeitliche Verschiebungen mit dem Gastrulationsvorgang in mehr oder weniger enge Beziehung trat. Erst nach Bildung von Chorda und Mesoderm haben wir in der äußeren und der inneren Keimschicht, die wir nun als definitives Ektoderm und definitives Entoderm bezeichnen können, streng vergleichbare Bildungen vor uns. Die Frage also, ob die Chorda und das Mesoderm von dem äußeren oder dem inneren Keimblatte abstamme, eine Frage, welche die embryologische Forschung lange Jahre beschäftigt hat, und die in der widersprechendsten Weise beantwortet wurde, durfte eigentlich in der Weise, wie es geschah, gar nicht gestellt werden. Wenn wir nun an das Besprochene zurückdenken, so sehen wir, daß bei den Wirbeltieren der Gastrulationsprozeß sich durch Invagination (Amphioxus, Selachier), durch Invagination verbunden mit Delamination (Amphibien), durch Delamination (Sauropsiden

und höhere Säuger) und durch Immigration (Beuteltiere) vollziehen kann. Zur Darmhöhlenbildung kann bei den Amphibien noch ein Teil der Furchungshöhle mit verwendet werden. Bei den Sauropsiden und den Säugern entsteht die Darmhöhle aus der subgerminalen Höhle. Die Chorda und das Mesoderm entsteht bei Amphioxus durch die bekannten Abfaltungsprozesse von dem inneren Blatte des zweischichtigen Keimes, das noch nicht das definitive Entoderm ist. Es ist hier bei der Invagination, bei der das definitive Entoderm in das Innere des Eies gelangt, auch das Material für die Chorda und das Mesoderm dorthin verlagert worden. Bei Selachiern ist mit der Invagination nur ein Teil des Materials für das Mesoderm in die untere Schicht des zweischichtigen Keimes gelangt und wohl ebenso das Material für den vorderen Teil der Chorda. Dieses Material sondert sich später als gastrales Mesoderm und vorderer Teil der Chorda, während ein großer Teil des Mesoderms als peristomales Mesoderm entsteht und das Mesoderm und die Chorda des vorderen Körperendes sich von der Rumpfschwanzknospe aus ergänzt. Bei den Amphibien entsteht Chorda und Mesoderm wesentlich von den Urmundrändern und von der sich an diese anschließenden Rumpfschwanzknospe aus. Bei den Sauropsiden und den Säugern entsteht das Mesoderm wie die Chorda vom Primitivknoten und vom Primitivstreifen aus und zwar von der oberen Keimschicht, falls eine solche in diesem Gebiet zur Ausbildung gelangt ist. Freilich bleibt es fraglich, ob alles Mesoderm bzw. alles Mesenchym, wie man locker gefügtes Mesoderm zu nennen pflegt, bei Sauropsiden und Säugern so entsteht. Es finden sich nämlich, besonders für manche Säuger, Angaben sorgfältiger Forscher, nach denen mindestens ein Teil des Mesoderms bzw. Mesenchyms aus dem unteren Keimblatt seinen Ursprung nehmen soll. Auf die besonderen Verhältnisse beim Menschen sei dabei auch hier noch einmal hingewiesen. Immerhin legt es die Art, in der das Mesoderm aus dem Primitivstreifen hervorwuchert, nahe, den Urmund mit dem Primitivstreifengebiet zu vergleichen, um so mehr als ja aus dem vorderen Gebiet des Blastoporus wie des Primitivstreifens ein Canalis neurentericus sich entwickeln kann, ein weiter nach hinten gelegenes Gebiet die Rumpfschwanzknospe entstehen läßt, und auch die After- bzw. die Kloakenöffnung an entsprechenden Stellen aus Primitivstreifen und Urmund ihren Ursprung nehmen. Freilich handelt es sich — aber das gilt sowohl für die Amphibien wie für die Säuger — um einen abgeänderten Urmundrand, wir haben hier keinen direkten Übergang von Ektoblast in Entoblast wie im Urmundrande der Evertebraten. Veranschaulichen wir uns das Gesagte durch zwei Schemata. Fig. 76 A stelle einen Schnitt durch die seitlichen Urmundlippen eines Amphibieneies kurz vor dem Schlusse des Urmundes dar, Fig. 76 B einen Schnitt durch ein Säugerei quer zum Primitivstreifen. Denken wir uns die beiden lateralen Urmundlippen des Amphibieneies aneinandergelegt und miteinander verschmolzen, dann durch ungleiches Wachstum das Entoderm vom Mesoderm gelöst, so haben wir genau das gleiche Bild, wie beim Primitivstreifen des Säugers. Das gleiche gilt im wesentlichen von den Sauropsiden. Wir werden also im Primitivstreifen der Sauropsiden und Säuger das Homologon des Urmundgebietes

der Amphibien erblicken dürfen. Es ist hier hinzuzufügen, daß der Wirbeltierkörper nicht einfach durch Umbildung der Gastrula entsteht, sondern daß sich aus dem Urmundgebiet eine Knospungszone herausbildet, aus der die Segmente des Wirbeltierkörpers hervorsprossen. In diesem frühen Stadium ist es noch möglich einen Vergleich mit den Entwicklungsstadien Wirbelloser, von Anneliden und Mollusken, zu machen. An der Trochophora, einer bei den genannten Tierklassen weit verbreiteten Larvenform, kann man einen vordersten ungegliederten Teil unterscheiden, der durch die eigentliche Gastrulation entstanden ist, und einen hinteren gegliederten, der einem an die Gastrulation sich anschließenden Knospungsprozeß sein Dasein verdankt. Die Fig. 77 A und B veranschaulichen diese Verhältnisse. Entsprechend unterscheidet Hubrecht bei der Entwicklung der Wirbeltiere zwischen Cephalogenesis und Notogenesis. Durch die Cephalogenesis wird auf dem Wege der Gastrulation der vordere ungegliederte Teil des Wirbeltierkörpers gebildet, durch die Notogenesis, einen Knospungsvorgang, der daran anschließende gegliederte. Man wird allerdings diese Ausdrücke nicht mißverstehen dürfen. Die Grenze beider Körperabschnitte darf nicht dort gesucht werden, wo sich heute der Kopf gegen den Rumpf absetzt, in den Kopf sind Rumpfsegmente in unbekannter Zahl aufgenommen worden.

Cephalogenesis und Notogenesis.

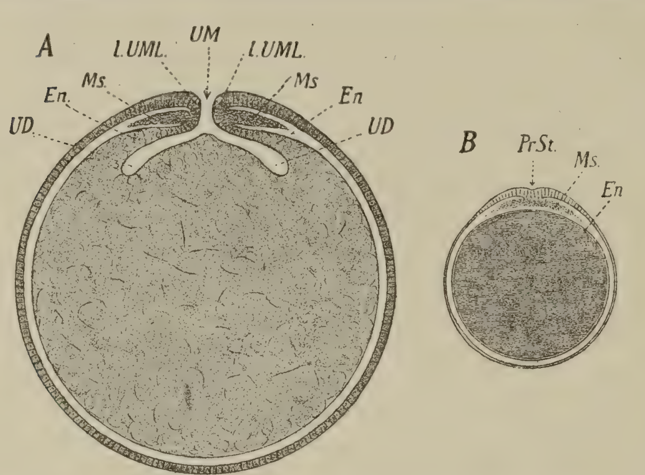


Fig. 76 *A* u. *B*. Zwei Schemata, um zu zeigen, wie man das Amphibienei zur Zeit des Urmundschlusses mit dem Säugerei im Primitivstreifenstadium vergleichen kann. *A* Schnitt, der die seitlichen Urmundlippen (*l.UML.*) in der Mitte schneidet, also den schon nahe dem Schluß stehenden Urmund in eine obere und in eine untere Hälfte zerlegt. *B* Schnitt durch ein Säugerei quer zum Primitivstreifen. *En.* Entoderm, *lUML.* laterale Urmundlippe, *Ms.* Mesoderm, *PrSt.* Primitivstreif, *UD.* Urdarm, *UM.* Urmund.

Wir haben hier also sogar bei Wirbeltieren noch morphologische Vorgänge, welche einen Vergleich mit solchen bei Wirbellosen zulassen. Man wird freilich nicht annehmen dürfen, daß es sich dabei um Erscheinungen handelt, welche direkt aufeinander zurückzuführen sind, etwa derart, daß sie von gemeinsamen Vorfahren aus übernommen wären. Und damit kommen wir auf die allgemeinere Frage, wie wir überhaupt die ähnlichen und vergleichbaren Vorgänge aufeinander beziehen dürfen, welche wir bei der Betrachtung der Wirbeltierentwicklung kennen gelernt haben. Sind sie zu deuten im Sinne von Häckels vielberufenem „biogenetischen Grundgesetz", nach dem die Geschichte des Einzelwesens, die Ontogenie, eine Wiederholung der Stammesgeschichte, der Phylogenie, ist? Können wir in der Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwicklung von der Eizelle bis zu seinem ausgewachsenen Zustande durchläuft, eine kurze, gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe

Das biogenetische Grundgesetz.

sehen, welche die tierischen Vorfahren desselben Organismus oder die Stammformen seiner Art von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben?

Ich glaube, daß das nicht möglich ist; denn erstlich scheitert jeder Versuch in der Ontogenie die einzelnen Stadien der Entwicklung zu charakterisieren, und zweitens ist zweifellos in jeder Keimzelle der zukünftige Organismus mit allen in der Entwicklung vorkommenden Zwischenstadien in der Anlage vorhanden, in ihr mechanisch bedingt. Die Keimzelle ist eine Artzelle im Sinne von O. Hertwig.

Das ontogenetische Causalgesetz.

Die Wiederkehr besonderer Formzustände in der Entwicklung der verschiedenen Tierarten liegt, wie Oskar Hertwig in der Begründung seines ontogenetischen Causalgesetzes ausführt, darin begründet, daß diese Formzustände die notwendigen Vorstadien liefern für die folgenden, höheren Stufen in der Ontogenese. So muß die Furchung der Bildung der Keimblätter und diese der Anlage der Organe notwendig vorausgehen. Doch wird das historische Moment meiner Meinung nach nicht völlig auszuschalten sein. Dasselbe Resultat kann ja zweifellos auf verschiedenen Wegen erreicht werden und der eingeschlagene Weg wird bis zu einem gewissen Grade auch von der historischen Entwicklung abhängen. Ich erinnere dafür nur an die verschiedenen Arten der Amnionbildung, die wir bei den verschiedenen Säugern kennen gelernt haben. Auch das muß hervorgehoben werden, daß der von der Natur eingeschlagene Weg durchaus nicht immer der kürzeste zum Ziele ist, und manche Umwege in der Entwicklung dürften auf die geschichtlichen Momente zurückzuführen sein. Es ist schwer einzusehen, wie z. B. die Bildung eines Canalis neurentericus bei manchen Tieren eine durchaus notwendige Bildung sein soll und bei anderen, die sonst im Bau die weitgehendste Übereinstimmung zeigen, fehlen kann. Auch die Kiemenbogen möchte ich hierher rechnen. Sie scheinen mir denn doch darauf hinzuweisen, daß es einst Säuger gegeben hat, die durch Kiemen atmeten.

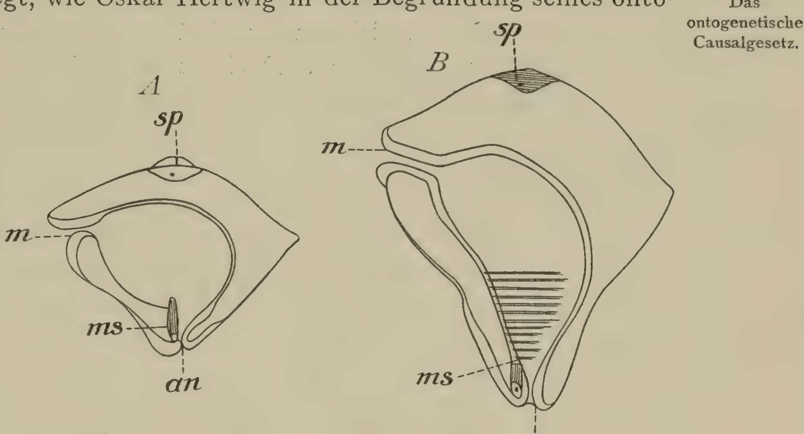


Fig. 77 *A* u. *B*. Trochophorenlarven. *A* Junge Trochophora von Polygordius, an welcher der Rumpf eben auszuwachsen beginnt. Vereinfacht nach HATSCHEK. *B* Ältere Trochophora von Polygordius. Der Rumpfabschnitt ist länger ausgewachsen, im Mesoderm sind eine Anzahl Segmente gebildet. *an* After, *m* Mund, *ms* Mesoderm, *sp.* Scheitelplatte. Nach JABLONOWSKI. Aus KEIBEL und MALL, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Auch darin läßt sich wohl manchmal ein Einblick gewinnen, warum in manchen Fällen und an manchen Stellen eine alte Organanlage, eine umständlichere Entwicklungsart erhalten bleibt, in anderen nicht. Es kann das ab-

hängen von der Größe und Schnelligkeit der Umwälzungen, die gerade auf diesem Gebiet vorgehen. Analogien finden sich in der menschlichen Produktion; da können sich an menschlichen Kleidungsstücken und an Maschinen Teile oft lange und oft unverstanden erhalten, die früher einmal ihre Bedeutung gehabt haben.

Die Entwicklungsgeschichte der Keimblätter, die wir im wesentlichen bis jetzt besprochen haben, bildet, wie schon hervorgehoben, die Grundlage für die weitere Entwicklung. Es folgt nun die Anlage und die Ausgestaltung der einzelnen Organe, und hierbei tritt neben der morphologischen Seite auch die histologische Seite der Entwicklung immer mehr in den Vordergrund. Wir können wohl sagen, daß im Verlaufe der normalen Entwicklung die gleichen Organe stets aus den gleichen Keimblättern und den entsprechenden Teilen dieser Keimblätter entstehen. Doch ist das nicht so zu verstehen, daß etwa durch erbungleiche Teilung gewisse Zellkomplexe nur noch die Anlagen für bestimmte Organe bzw. Organteile enthalten. Dafür, daß die Anlagen bei der Zellteilung gleichmäßig verteilt wurden, gibt die experimentelle Entwicklungsgeschichte manches Beispiel. Die Regenerationsversuche überhaupt und dann besonders die Versuche über die Regeneration der Linse bei Tritonen seien hier hervorgehoben. Die neue Linse entsteht bei Tritonen aus ganz anderer Quelle, wie die ursprüngliche, nicht aus der Epidermis, sondern aus einem Teil der Retina, aus Zellen also, welche normalerweise mit der Entstehung der Linse nicht das geringste zu tun haben. Daß es bei den Tieren nicht mehr möglich ist aus jeder einzelnen Zelle den ganzen Organismus zu züchten, das braucht nicht durch eine erbungleiche Teilung bedingt zu sein, das kann von der Geschichte der einzelnen Zellen abhängen. Erstlich können durch besondere Entwicklungsvorgänge einzelne Anlagen geschädigt und unterdrückt sein, zweitens kann, trotzdem alle Anlagen ungeschädigt erhalten sind, eine Entwicklung unmöglich sein, weil gewisse für die Entwicklung notwendige Bedingungen in der Zelle oder in ihrer Umgebung fehlen.

Erbungleiche Teilung.

Ein bestimmter histologischer Charakter ist den Zellen der einzelnen Keimblätter noch nicht aufgedrückt. Besonders aus dem mittleren Keimblatt, dem Mesoderm, entstehen die verschiedensten Gewebsformationen. Neben dem Bindegewebe und Stützgewebe in all seinen Modifikationen und Anordnungen, als da sind lockeres und geformtes Bindegewebe, elastisches Gewebe, Knochen und Knorpel, entstehen auch vielfach epitheliale Gebilde aus ihm. So nehmen die unter sich ja wieder sehr verschieden gestalteten Epithelien der Nierenbildungen und des Genitalapparates aus dem Mesoderm ihren Ursprung. Aus dem definitiven Entoderm entstehen wohl nur epitheliale Bildungen, woran auch gegenüber abweichenden Angaben fest zu halten sein dürfte, die Epithelien des Darmkanals und der Darmdrüsen. Unter sich sind diese epithelialen Bildungen freilich verschieden genug. Das vielschichtige, ja bei manchen Tieren verhornte Plattenepithel der Speiseröhre und das zarte, einschichtige Zylinderepithel anderer Darmabschnitte sind beide zweifellos entodermaler Abstammung, ebenso wie die Leber- und Pankreaszellen.

Der histologische Charakter der Zellen und die Keimblätter.

Dagegen läßt das äußere Keimblatt, das Ektoderm, wieder viel mannigfaltigere Bildungen aus sich hervorgehen. Es wurde schon hervorgehoben, daß das Ektoderm der Mutterboden des gesamten Nervensystems ist. Schon im Bereiche dieses Systems haben wir sehr mannigfach gestaltete Zellen. Die Ventrikel des Hirns und der Zentralkanal des Rückenmarks werden von epithelialen Zellen ausgekleidet. Dann kommen die vielgestaltigen Ganglienzellen, und auch das Stützgewebe des zentralen Nervensystems, die Neuroglia, der Nervenkitt, ist ja ektodermaler Herkunft, ebenso wie die Scheidenzellen der peripheren Nervenfasern, die sogenannten Schwannschen Zellen. In der Neuroglia kommt sogar ein Stützgerüst von Fasern zur Entwicklung, und man hat darum lange Zeit die Neuroglia für ein vom Mesoderm stammendes Bindegewebe gehalten. Ich nenne dann noch als Abkömmlinge des Ektoderms Sinnesepithelien, die Stäbchen und Zapfenzellen der Retina, die Riech- und Hörzellen; dagegen scheinen die Zellen der Geschmacksknospen entodermaler Abkunft zu sein. Natürlich stammen die Epidermis und ihre Abkömmlinge, wie Hornschuppen, Federn, Haare, Nägel, Krallen und Hufe, vom Ektoderm. Besondere Ausgestaltung erfahren dann Ektodermzellen in dem Schmelzorgan der Zähne. Sehr auffallend und erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit bekannt ist es, daß auch Muskulatur aus dem Ektoderm entstehen kann. Muskelzellen, welche die Kanäle von Schweißdrüsen umgeben, und der Erweiterer und Verengerer der Pupille sind ektodermaler Abstammung.

Die Beziehungen der Keimblätter zu den Organen.

Wenn hier von Organen gesprochen wurde, die aus dem einen oder anderen Keimblatt ihren Ursprung nehmen, so ist dem hinzuzufügen, daß vielfach mehr als ein Keimblatt an dem Aufbau eines Organes teilnimmt. Wenn man unter solchen Umständen sagt, daß das Organ aus einem Keimblatt abstammt, so soll das heißen, daß die wesentlichen, charakteristischen Teile des betreffenden Organes von diesem Keimblatte geliefert werden. So nennen wir den Magen ein entodermales Organ, weil das Epithel der Magenschleimhaut und ihrer Drüsen entodermaler Herkunft ist; die übrigen Teile der Schleimhaut, die Muskulatur und der seröse Überzug des Magens stammen vom Mesoderm. Die Zähne werden meist als ektodermale Organe bezeichnet, weil ihr eigenartigster Bestandteil, der Schmelz, ektodermaler Natur ist; Dentin und Cement stammen wie die Zahnpulpa vom Mesoderm. Beim Auge liefert das Ektoderm die Retina, die Linse und das Epithel der Cornea; die Sclera, die Substantia propria der Cornea und die Chorioidea sind mesodermaler Herkunft; über den Mutterboden des Glaskörpers wird bis in die jüngste Zeit gestritten. Das Gehörorgan erhält Beiträge von allen drei Keimblättern. Das Epithel des eigentlichen Sinnesorganes, des inneren Ohres, ist ektodermal, ebenso das Epithel des Gehörganges und des äußeren Ohres. Das Epithel der Ohrtrompete und der Paukenhöhle ist entodermal, es entstammt der ersten Kiementasche. Zu den ektodermalen und entodermalen Bestandteilen kommt dann mesodermales Gewebe überall als Hüll- und Stützgewebe hinzu; auch die Hörknöchelchen und die entsprechenden Bildungen sind natürlich mesodermaler Abkunft.

Wir sind am Ende unserer Betrachtungen angelangt. Wir haben gesehen, wie sich bei den Wirbeltieren aus der Eizelle die Keimblätter als die Grundlage

der weiteren Entwicklung bilden, und wir haben hervorgehoben, welche Bedeutung diese Keimblätter haben. Auch die Entwicklung der Eihäute und ganz im groben die Herausbildung der äußeren Körperform wurde besprochen. Man pflegt diese Vorgänge als allgemeine Entwicklungsgeschichte zusammen zu fassen. Der allgemeinen Entwicklungsgeschichte stellt man die Entwicklungsgeschichte der Organe gegenüber. Wir haben gesehen, wie alle hier betrachteten Entwicklungsvorgänge durchaus gesetzmäßig verlaufen, und wie sie bei den verschiedenen Wirbeltieren untereinander vergleichbar sind. Daß diese Zusammenhänge nicht ohne weiteres im Sinne des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes Häckels aufzufassen sind, wurde betont. Immerhin wird aber zuzugeben sein, daß einzelne Vorgänge als Wiederholungen aus der Vorfahrenzeit zu deuten sind und somit „historische" Bedeutung haben. Vielfach dürften das gerade funktionell unwichtige Bildungen sein, Arabesken der Entwicklung. Übereinstimmungen in solchen dürften bei im System nicht so fern stehenden Tieren am allerersten an gemeinsame Abstammung denken lassen. Um sie aufzudecken wird man die Entwicklung der Wirbeltiere viel mehr ins einzelne verfolgen und auf eine viel größere Zahl von Tieren ausdehnen müssen, als das bis jetzt geschehen ist.

Es kann nicht genug hervorgehoben werden, daß das, was ich hier geben konnte, nur ein kurzer, schematischer Abriß ist, der die Hauptzüge der Entwicklung und die Art, in der man sie auffassen kann, gibt, — nicht mehr.

Gerade darin liegt ein Hauptreiz entwicklungsgeschichtlicher Studien, zu verfolgen, wie bei verschiedenen Tieren dieselben Grundvorgänge in mannigfach wechselnder Weise durchgeführt sind. Da heißt es dann zu überlegen, worauf die Übereinstimmungen beruhen, und wodurch die Abweichungen bedingt sind. Nach einer genauen Analyse der Tatsachen und zwar auch derjenigen, welche die vergleichende Anatomie und die Palaeontologie uns bieten, wird natürlich auch in geeigneten Fällen das Experiment heranzuziehen sein. Gewiß wird es unser Bestreben sein müssen, die ganze Entwicklung vom Ei bis zum ausgebildeten Tier causal in all ihren Gliedern zu verstehen, aber wir dürfen uns nicht verhehlen, daß wir von diesem Ziel noch außerordentlich weit entfernt sind, und nur ganz ausnahmsweise einmal ist eine mathematische Behandlung entwicklungsgeschichtlicher Probleme heute schon möglich. In seinem berühmten Werke „Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion" sagt Karl Ernst v. Baer: „Die Palme (aber) wird der Glückliche erringen, dem es vorbehalten ist, die bildenden Kräfte des tierischen Körpers auf die allgemeinen Kräfte oder Lebensrichtungen des Weltganzen zurückzuführen. Der Baum, aus welchem seine Wiege gezimmert werden soll, hat noch nicht gekeimt."

Diese Worte schrieb Baer vor fast 100 Jahren, im Jahre 1828, und trotz aller Erfolge, welche die Biologie und die Entwicklungsgeschichte seitdem errungen haben, sind wir diesem letzten Ziel heute nicht wesentlich näher gerückt; unsere Errungenschaften sind endliche Größen, das Ziel winkt in unendlicher

Ferne. Und auch noch ein anderes müssen wir uns, wie schon hervorgehoben, gegenwärtig halten. In der Entwicklungsgeschichte kann es nicht unsere einzige Aufgabe sein, die allgemeinen und letzten Gesetze der Entwicklung zu finden und, wenn möglich, die qualitative Mannigfaltigkeit auf quantitative Verhältnisse zurückzuführen. In der Entwicklungsgeschichte steckt wirklich ein historisches Moment. Gewiß urteilt man heute vielfach mit Recht über die Stammbäume ab, die in den siebziger und achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts in so übergroßer Zahl entworfen wurden. So verfehlt aber der einzelne Versuch auch oft sein mochte, ein richtiger Gedanke liegt ihm doch zugrunde. Wir dürfen von der vergleichenden Entwicklungsgeschichte sowohl Aufschlüsse über die Verwandtschaft der Tiere untereinander erwarten, wie Andeutungen über die Wandlungen, welche das einzelne Tier in seiner Phylogenie durchgemacht hat. Freilich werden wir bei solchen Ermittlungen mit der äußersten Vorsicht zu verfahren haben, und wir werden uns auch gegenwärtig halten müssen, daß wir doch erst die Entwicklung von sehr wenigen Tieren einigermaßen genau kennen. Vorgänge, welche sich der Natur der Sache nach wiederholen müssen, um zu entsprechenden Resultaten zu führen, werden wir nicht als Beweise für Verwandtschaft, für gleiche Abstammung hinstellen dürfen. Immerhin werden aber mit solchen Vorgängen Besonderheiten verknüpft sein können, welche für eine Verwandtschaft sprechen.

Dann müssen wir uns hüten, das ganze Heer der Konvergenzerscheinungen auf Verwandtschaft zu deuten. Unter den Anforderungen der gleichen Funktion können durchaus ähnliche Bildungen auf morphologisch durchaus ungleichartiger Grundlage zustande kommen. Solche Bildungen sind in keiner Weise geeignet, eine Verwandtschaft zu begründen.

Nie werden wir bei derartigen Untersuchungen eine Sicherheit erreichen können, wie in den exakten Naturwissenschaften, in der Chemie oder gar in der Physik; die Intuition, man kann fast sagen, der Takt des Forschers wird hier stets eine bedeutende Rolle spielen. Das berechtigt uns aber nicht, diesen Bestrebungen den wissenschaftlichen Wert abzusprechen.

Literatur.

v. BAER, KARL ERNST. Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg 1828 u. 1837.

BONNET, ROBERT. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 2. Aufl. Berlin 1912.

HAECKEL, ERNST. Die Gastraeatheorie, die phylogenetische Klassifikation des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. VIII. 1884.

HERTWIG, OSKAR. Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. 4. Aufl. Jena 1910.

——. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 9. Aufl. Jena 1910.

——. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bearbeitet von BARFURTH, BRAUS usw. Herausgegeben von O. HERTWIG. Jena 1906.

——. Allgemeine Biologie. 4. Aufl. Jena 1912.

HILL, J. P. The early development of the marsupialia, with special reference of the native cat (Dasyurus viverrinus). The Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 56. 1910.

HUBRECHT. Early Ontogenetic Phenomena in mammals etc. The Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 53. 1908.

KOLLMANN, JULIUS. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.

——. Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1907.

KEIBEL, FRANZ. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. In Verbindung mit BLES, BOEKE usw. herausgegeben von F. KEIBEL, Jena. Seit 1896. (Ausführliche Literaturnachweise.)

KEIBEL, F. und MALL, F. P. Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1910 u. 1911.

KOPSCH, FR. Untersuchungen über Gastrulation und Embryobildung bei den Chordaten. Leipzig 1904.

PANDER. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Eye. Würzburg 1817.

RAY-LANKESTER. On the primitive cell-layers of the Embryo as the basis of geneological classification of animals etc. Ann. and Magaz. Nat. Hist. Vol. XI. 1873.

SELENKA, EMIL. Menschenaffen. Studien über Entwicklung und Schädelbau. Wiesbaden 1898—1911.

SCHULTZE, OSCAR. Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1896.

WOLFF, CASPAR FRIEDRICH. Theoria generationis. Halle 1759.

——. Über die Bildung des Darmkanals. Halle 1812. (Übersetzung von JOHANN FRIEDRICH MECKEL)

ZIEGLER, HEINRICH ERNST. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902.

DIE MORPHOLOGIE DER WIRBELTIERE.

Von

Ernst Gaupp.

I. Einleitung. Klassifikation.

Unter der Bezeichnung Wirbeltiere (*animaux à vertèbres*) faßte der als ein Begründer der Abstammungslehre berühmt gewordene französische Naturforscher Jean Lamarck am Ende des 18. Jahrhunderts die vier oberen Klassen Linnés, Fische, Amphibien, Vögel, Säuger, zusammen und stellte sie den übrigen tierischen Organismen, den Wirbellosen (*animaux sans vertèbres*) gegenüber. Diese Einteilung ist auch heute noch vielfach als kurz und bequem in Gebrauch, wenn man sich auch darüber klar ist, daß die beiden so geschaffenen Gruppen recht ungleichwertig sind. Die systematische Übersichtstabelle auf S. 185 läßt das deutlich hervorgehen: sie führt die „Vertebrata" nur als Stamm der Chordonia (Chordatiere) auf und stellt diesen letzteren Tierkreis oder Typus, der außerdem noch die Stämme der Acrania (Kopflosen) und der Tunicata (Manteltiere) umfaßt, elf anderen Typen als einigermaßen gleichwertigen zwölften gegenüber. Im zoologischen System nehmen somit die Wirbeltiere nur eine verhältnismäßig bescheidene Stellung ein, und die Untergruppen, Klassen und Ordnungen, die man in ihnen unterscheidet, können den verschiedenen Typen der „Wirbellosen" nicht als gleichwertig erachtet werden.

Einleitung. Klassifikation.

Auch die Beziehungen der Wirbeltiere zu den beiden anderen Stämmen, mit denen sie zu dem Typus der Chordatiere vereinigt werden, sind noch recht verschieden. Das einigende Band, das alle drei umschlingt, ist der Besitz der Rückensaite (*Chorda dorsalis*); abgesehen davon aber weicht die Organisation der Manteltiere von der der Wirbeltiere doch recht erheblich ab, während zwischen den letzteren und dem Amphioxus (dem Hauptvertreter der Kopflosen) bei allen Verschiedenheiten doch eine viel größere Annäherung besteht, die denn auch dazu geführt hat, den Amphioxus als Urwirbeltier zu bezeichnen und aufzufassen. Gewiß ist diese Auffassung stark einzuschränken; vieles in der Organisation des Lanzettfischchens beruht offenbar, wie anderwärts schon gesagt wurde, auf Rückbildung, anderes erscheint ganz einseitig ausgebildet, so daß ein Anschluß der typischen Wirbeltierzustände an die Einrichtungen beim Amphioxus unmöglich ist. Auf der anderen Seite bestehen aber doch auch wieder manche Übereinstimmungen, die die Einreihung der Acrania unter die Wirbeltiere rechtfertigen können. Somit lassen sich die lebenden Wirbeltiere zunächst in die zwei großen Hauptabteilungen der Acrania (Kopf- oder Schädellosen) und der Craniota (Kopf- oder Schädeltiere) einteilen. Unter den Craniota bilden die Cyclostomata (Rundmäuler, z. B. Neunaugen) eine

durch ihr rundes Saugmaul gekennzeichnete Gruppe, der die übrigen Formen als Gnathostomata (Kiefermäuler, mit herabklappbarem Unterkiefer) gegenüberstehen. Die Kiefermäuler zerfallen weiter in die 5 Klassen der Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger, von denen die letzten drei als Amniota (Amniontiere, die bei der Entwicklung ein Amnion bilden) den Rundmäulern, Fischen und Amphibien als den Anamnia (Amnionlosen) gegenübergestellt werden. Unter den Fischen werden die Knorpelflosser oder Selachei (Haie, Rochen, Chimaeren), Ganoidei (Ganoinschupper, z. B. Störe, Lepidosteus u. a.), Teleostei (Knochenfische, die Mehrzahl der jetzt lebenden Fische), Dipnoi (Doppelatmer) unterschieden; die Amphibien zerfallen in die Urodela (geschwänzte Amphibien, Schwanzlurche), Anura (schwanzlose A.) und Apoda (fußlose A., Blindwühlen); die Reptilien in Rhynchocephala (Brückenechsen), Sauria (Echsen), Ophidia (Schlangen), Crocodilia (Krokodile) und Chelonia (Schildkröten). Die Unterabteilungen der Vögel besitzen für unsere Zwecke geringere Bedeutung. Unter den Säugern ist zunächst die Gruppe der eierlegenden Monotremata (Kloakentiere) und die der Marsupialia (Beuteltiere) abzusondern; beide werden als Aplacentalia (Placenta-lose) den Placentalia (Placentaltieren) gegenübergestellt, welch letztere wieder in eine große Anzahl einzelner Ordnungen zerfallen (Insektenfresser, Flattertiere, Raubtiere, Flossenfüßer, Zahnarme, Nager, Waltiere, Klippdachse, Rüsseltiere, Paarhufer, Unpaarhufer, Meerkühe, Halbaffen, Affen, Mensch).

Wie schon gesagt, sind diese Untergruppen der Wirbeltiere, denen sich in allen Klassen noch zahlreiche ausgestorbene Ordnungen anreihen, anders zu betrachten als die der „Wirbellosen"; sie zeigen nicht so weit voneinander verschiedene Organisationszustände wie jene, sondern lassen deutlicher den gemeinsamen Grundplan als Zeichen engerer verwandtschaftlicher Zusammengehörigkeit erkennen. Infolgedessen erscheint es hier angezeigter, statt die einzelnen Gruppen morphologisch zu charakterisieren, zunächst eine kurze Übersicht über die wichtigsten allgemeinen morphologischen Merkmale der Wirbeltiere zu geben und dann eine besondere Betrachtung der einzelnen Organsysteme anzuschließen. Eine derartige Behandlung rechtfertigt dann auch kurze Hinweise auf die biologische, funktionelle Bedeutung der morphologischen Einrichtungen.

II. Allgemeine Morphologie der Wirbeltiere.

Allgemeine Morphologie der Wirbeltiere.

Der Name „Wirbeltiere" ist, wenn man darunter Tiere mit einer gegliederten Wirbelsäule versteht, nicht ganz zutreffend, denn nicht nur das Lanzettfischchen, dessen Beziehung zu den Wirbeltieren eine mehr lose ist, sondern auch Formen, die ganz zweifellos zu den Wirbeltieren gerechnet werden müssen, wie die Rundmäuler, manche Ganoinschupper sowie die Doppelatmer, besitzen keine gegliederte Wirbelsäule, sondern als Grundlage des Rumpfskeletts eine ungegliederte Rückensaite oder Chorda dorsalis. Es ist eben ein ganzer Komplex von Merkmalen, der das „Wirbeltier" kennzeichnet. Einige derselben, von allgemeinerer Bedeutung, sind zunächst zu betrachten.

Wie die meisten Wirbellosen, so sind auch die Wirbeltiere bilateral symmetrisch gebaut, d. h. ihr Körper kann durch eine die vordere und die hintere Mittellinie miteinander verbindende Symmetrie- oder Medianebene in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt werden (s. auch S. 181). Freilich gilt diese bilaterale Symmetrie am ausgebildeten Tier nur für die äußere Form des Körpers, d. h. vor allem für die an der Herstellung derselben besonders beteiligten Organe des animalen Lebens, der Bewegung (Skelett und Muskulatur) und der Sinnesempfindung; diese finden wir entweder paarig, rechts und links von der Mittellinie angeordnet und von spiegelbildlich gleicher Form, oder unpaar in der Mittellinie gelagert, aber aus zwei symmetrischen Hälften zusammengesetzt. Dagegen weisen die im Innern des Körpers untergebrachten Organe des vegetativen Lebens (der Ernährung im weitesten Sinne, also die Organe des Darm-, Atmungs-, Gefäßsystems, dazu die Organe des Harn- und Geschlechtssystems) vielfach eine asymmetrische Anordnung auf, wie denn bekanntlich beim Menschen die Leber wesentlich der rechten, Herz, Magen und Milz wesentlich der linken Seite angehören. Indessen ist hierzu gleich zu bemerken, daß auch diese Störung der Symmetrie nicht von Anfang an und nicht überall in gleichem Maße vorhanden ist: je weiter wir in der Entwicklungsgeschichte zu jüngeren Stadien zurückgehen, um so mehr sehen wir auch für die vegetativen Organe das Gesetz der bilateralen Symmetrie Geltung besitzen, und die niedriger stehenden Wirbeltiere lassen im allgemeinen auch im erwachsenen Zustand jenes Gesetz noch deutlicher erkennen. Wo aber wirklich auffallendere Asymmetrie besteht, da ist sie erst sekundär entstanden: die junge Flunder ist ein durchaus symmetrisches Fischchen, und erst nachträglich kommt die bekannte Ungleichheit ihrer beiden Seiten zur Ausbildung.

Bilaterale Symmetrie.

Die bilaterale Symmetrie ist eins der wichtigsten Bildungsgesetze, die den Bau des Wirbeltierkörpers beherrschen; ihre Zweckmäßigkeit liegt darin, daß durch gleiche Verteilung der Kräfte, Lasten und Widerstände auf beiden Seiten des Körpers am sichersten eine leichte geradlinige Vorwärtsbewegung erzielt wird. Von diesem Gesichtspunkt aus ist es auch verständlich, daß im Innern des Körpers nicht volle formale Symmetrie herrscht: eine gleiche Verteilung der Gewichtsmassen kann ja trotzdem erreicht werden. Daß tatsächlich ein Zusammenhang zwischen der Lokomotion und der symmetrischen Form besteht, darauf weisen mancherlei Erscheinungen hin, so die schon berührte Asymmetrie der Flachfische (Flunder, Steinbutt, Seezunge), die sich in dem Maße ausbildet, als das anfangs ganz symmetrische Fischchen seine frei schwimmende Lebensweise aufgibt und dazu übergeht, sich mit einer Seite auf den Boden des Meeres zu legen, hier, in Ruhe verharrend, auf Beute zu lauern und fast nur noch zur Gewinnung solcher oder zur Rettung des eigenen Lebens von seiner Bewegungsfähigkeit Gebrauch zu machen. Im ganzen ist äußere Asymmetrie bei Wirbeltieren recht selten, innere häufiger; außer den schon angedeuteten Ungleichheiten der Lagerung namentlich der Organe des Darmsystems wären zu nennen die Verkümmerung des rechten Eierstockes bei den

Vögeln, die mit der Form des Körpers in Zusammenhang stehende Verkümmerung der linken Lunge bei manchen Schlangen u. a.

Rückensaite. Gemeinsam ist weiterhin allen Wirbeltieren der Besitz einer Rückensaite (*Chorda dorsalis*), die entweder das ganze Leben hindurch erhalten bleibt oder nach kurzem embryonalem Bestand der gegliederten Wirbelsäule Platz macht. Ihr Besitz weist, wie schon gesagt, auf verwandtschaftliche Beziehungen der Wirbeltiere zu den Manteltieren unter den Wirbellosen hin. Dorsal (d. h. rückenwärts) von ihr liegt stets das Nervenrohr (Rückenmark und Gehirn), ventral (d. h. bauchwärts) die Leibeshöhle mit den Organen des vegetativen Lebens: dem Darmrohr und seinen Anhangsgebilden, sowie den Organen der Atmung, des Harn- und Geschlechtssystems.

Metamerie. Eine wichtige Rolle in der Morphologie des Wirbeltierkörpers spielt weiter seine Metamerie, d. h. seine Zusammensetzung aus einzelnen hintereinander gelegenen und unter sich nach gleichem Plane gebauten „palillogen" Segmenten oder Metameren (s. auch S. 182). Beim erwachsenen Tier in der äußeren Form nicht mehr erkennbar, sondern meist nur noch im Gebiete des Rumpfes in der Anordnung der Muskeln, der Nerven und Gefäße sowie der stützenden Skeletteile zum Ausdruck kommend, tritt sie bei der embryonalen Anlage des Körpers, und zwar nicht nur des Rumpfes, sondern auch eines Teiles des Kopfes sowie der Extremitäten um so deutlicher hervor und erweist sich damit als ein für die Morphologie der Wirbeltiere besonders wichtiges Gestaltungsprinzip. Diese metamere Gliederung nimmt ihren Ausgang vom Mesoderm, das beim Amphioxus in seiner ganzen Ausdehnung, also sowohl in seinem dorsalen wie in seinem ventralen Abschnitt, in eine Anzahl hintereinander gelegene Säckchen zerfällt, während bei den Kranioten nur sein dorsaler Teil in solche Segmente („Ursegmente") zerlegt wird, sein ventraler Teil dagegen im ganzen Rumpfgebiet unsegmentiert bleibt (s. den Abschnitt über Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere). Demzufolge ist die Leibeshöhle, die durch Auseinanderweichen des ventralen Mesoderms in ein viscerales und ein parietales Blatt zustande kommt, bei den Kranioten von vornherein einheitlich, unsegmentiert, während sie beim Amphioxus zu einem einheitlichen Raum erst durch Schwund der ursprünglichen trennenden Scheidewände zwischen den ventralen Abschnitten der Mesodermsegmente wird. Die Zerfällung des dorsalen Mesoderms in hinter einander gelegene Segmente ist ein Vorgang, der auch bei den Kranioten nicht auf den Bereich des Rumpfes beschränkt bleibt, sondern sich in das Gebiet fortsetzt, das später zum Kopfe wird. Wieviel Mesodermsegmente dem Kopfe zuzuzählen sind, ist noch strittig, tatsächlich ist diese Zahl wohl auch bei den einzelnen Formen verschieden. Nur der vorderste Teil des Kopfes wird als ein von jeher und stets ungegliederter Abschnitt des Körpers angesehen. Im Kopfgebiet macht sich aber noch eine besondere Art der Segmentierung bemerkbar, die im Rumpfgebiete fehlt: durch die vom Darm aus als paarige Ausstülpungen entstehenden Schlundtaschen, die bis zum Ektoderm vordringen und sogar nach diesem hin durchbrechen können, wird auch das ventrale Mesoderm dieses Gebietes in einzelne hintereinander gelegene Ab

schnitte zerlegt: der vorderste Teil der Leibeshöhle wird jederseits in eine Anzahl Kopfhöhlen gegliedert, die bald ihren Hohlraum verlieren. Diese Gliederung (Branchiomerie) deckt sich aber nicht mit der Metamerie des dorsalen Mesoderms.

Somit nimmt die Gliederung des Wirbeltierkörpers von der Gliederung des Mesoderms ihren Ausgang. Da sich nun aus der Wand der Rückensegmente die willkürliche Muskulatur entwickelt, so stellt diese, um mit O. Hertwig zu reden, das am frühzeitigsten segmentierte Organsystem der Wirbeltiere dar, und diese Gliederung der dorsalen Rumpfmuskulatur (Myomerie) ist wohl die direkte Ursache einer segmentalen Anordnung der peripheren Nervenbahnen. Aber noch für ein anderes Organsystem ist die primäre Metamerie des Mesoderms die Grundlage einer gleichfalls metameren Entstehung: für das Exkretionssystem. Auch die Kanälchen der Vor- und der Urniere, die vom Mesoderm aus entstehen, sind metamer angeordnet, wie das später noch genauer zu besprechen sein wird. Die metamere Gliederung des Skelettes im Gebiete des Rumpfes ist als eine sekundäre Folge der Gliederung der Muskulatur zu betrachten.

In der äußeren Form des erwachsenen Tieres ist der innere metamere Bau meist freilich nicht erkennbar. Um so sinnfälliger macht sich an dieser die Einteilung des Gesamtkörpers in einen Kopf, einen Rumpf — der sehr gewöhnlich in einen Schwanz fortgesetzt ist — und Gliedmaßen (Extremitäten) bemerkbar. Der Kopf, dessen hinterer Abschnitt sich nach seiner Entstehung und seinem Bau als besonders umgewandelter Teil des Rumpfes zu erkennen gibt, ist der Sitz des Gehirnes, d. h. des Hauptteiles des Zentralnervensystems, sowie der Haupt-Sinnesorgane (Seh-, Geruchs-, Gehörorgan) und enthält ferner den Eingang und Anfang der Nahrungs- und Atmungsorgane (Mundöffnung, Mundhöhle); der Rumpf umschließt in seinem bis zum After reichenden Abschnitt die Leibeshöhle mit den von ihr geborgenen Organen, während sein hinterer Endabschnitt als Schwanz eine wichtige Rolle als Bewegungsorgan spielen kann (bei Fischen besonders, aber auch bei zahlreichen höheren Wirbeltieren). Ein besonderer verjüngter Abschnitt des Rumpfes, in den sich die Leibeshöhle nicht fortsetzt, vermittelt vielfach als Hals die Verbindung des letzteren mit dem Kopf und schafft diesem die Möglichkeit zu freierer Bewegung. Er beginnt erst von den Reptilien an sich schärfer zu sondern, erreicht bei den Vögeln eine ganz besondere Ausdehnung und kann gelegentlich auch wieder unterdrückt werden, wie bei den Walen, wo die Aufgabe des Kopfes, als Wasserbrecher zu dienen, die Einschaltung eines beweglichen Kopfstieles verbietet. Äußere Form.

Zur Verbreiterung oder richtiger Erhöhung des Körpers zwecks leichterer Erhaltung des Gleichgewichtes dienen bei den Fischen unpaare (mediane) Flossen, die als Rücken-, Schwanz- und Afterflosse unterschieden werden. Sie sind zurückzuführen auf eine zusammenhängende Hautfalte, die vom Kopfe an über den Rücken nach hinten zog, die Schwanzspitze umsäumte und sich bis zum After fortsetzte. Eine etwa entsprechende Falte zeigt der Amphioxus; schon bei den Rundmäulern ist sie in mehrere Teile zerlegt. Diese verschiedenen Unpaare Flossen.

Abschnitte erhalten bei den Fischen Skeletteile eingelagert, die unter der Herrschaft von Muskeln stehen, und sind für die Schwimmbewegungen von Wichtigkeit, dienen aber auch gelegentlich noch anderen Funktionen. Die Hautsäume setzen sich auf wasserlebende Amphibien und Amphibienlarven, selbst noch auf höhere Formen fort, erhalten aber hier niemals mehr Skelettstützen.

Paarige Gliedmaßen.

Die paarigen Gliedmaßen der Wirbeltiere nehmen von der Bauchseite des Körpers als kleine flossenförmige Auswüchse ihren Ursprung und erhalten von mehreren Rumpfsegmenten ihre Muskeln und Nerven. Das gilt in gleicher Weise für die Flossen der Fische wie für die Extremitäten der Landtiere und die Flügel der Vögel. Nie sind bei Wirbeltieren mehr als die zwei Paare von Gliedmaßen vorhanden, die als primär vorderes und primär hinteres Paar bezeichnet werden können; der Zusatz „primär" drückt dabei aus, daß die Verschiebungen, die beide Paare am Rumpfe vielfach erleiden, selbst zu einer Umkehr der ursprünglichen Lagebeziehungen führen können: wie denn bei manchen Knochenfischen die „Bauchflossen", die ursprünglich hinter den „Brustflossen" liegen, vor die letzteren, in die Kehlgegend, wandern können. Wo sie aber auch liegen mögen, immer lassen vordere wie hintere Extremitäten in ihrem Bau die Wiederholung eines und desselben Grundplanes erkennen; sie sind sich wiederholende (palilloge) Organe, ebenso wie die Skelett- oder Muskelsegmente des Rumpfes.

In seltenen Fällen werden die Gliedmaßen gänzlich vermißt, meist, weil sie sich rückgebildet haben. So darf angenommen werden, daß die Schlangen und die fußlosen Echsen (Blindschleiche, Ringelechsen) unter den Reptilien, die Blindwühlen unter den Amphibien, die Meeraale unter den Fischen von Formen mit Extremitäten abstammen und diese, unter gleichzeitiger Herausbildung größerer Beweglichkeit der Wirbelsäule, eingebüßt haben; dagegen darf wohl das Fehlen von Gliedmaßen bei dem niedersten Wirbeltier, dem Lanzettfischchen, als ein primitives Merkmal angesehen werden, und das gleiche hat vielleicht auch für die Rundmäuler (Neunaugen und ihre Verwandte) Gültigkeit, wenn auch hier die Möglichkeit, daß der Mangel an Extremitäten auf sekundärem Schwund derselben beruht, nicht von der Hand zu weisen ist. Wo nur ein Extremitätenpaar besteht, da ist das stets als Folge von sekundärem Verlust des anderen aufzufassen; in der Regel ist dabei das vordere dasjenige, welches erhalten bleibt (so bei den Flußaalen, beim Armmolch, bei den Bartenwalen).

Eine Menge der verschiedensten und wichtigsten Fragen knüpft sich an die Extremitäten der Wirbeltiere. Wie und unter welcher Form traten sie zum erstenmal auf? Die Antwort, die Gegenbaur auf diese Frage gab, ging dahin, daß die paarigen Extremitäten zuerst bei kiemenatmenden Wassertieren entstanden, und zwar durch Umwandlung der beiden hintersten Kiemenbogen, die sich aus der Gemeinschaft der übrigen lösten und am Rumpfe nach hinten wanderten, die hintere in höherem Maße als die vordere. Dieser Ansicht, auf die bei Betrachtung des Skelettes noch einmal kurz zurückzukommen sein wird, steht die andere jetzt allgemeiner angenommene gegenüber, daß der Ausbildung der Extremitäten die einer seitlichen vom Körper abstehenden Hautfalte vor-

ausging, die sich über eine größere Anzahl der erwähnten Segmente (Metamere) des Rumpfes erstreckte, und daß dann in den vordersten wie in den hintersten Abschnitt dieser Seitenfalte von den zugehörigen Rumpfmetameren aus Muskeln, Nerven und Skeletteile einwuchsen. Diese beiden Endabschnitte erhielten dadurch eine größere Bedeutung und bildeten sich weiter aus, während der zwischen ihnen gelegene Abschnitt der Seitenfalte der Rückbildung erlag.

In engem Zusammenhang mit dieser Frage nach der ersten Entstehung der Wirbeltierextremitäten steht die nach dem Verhältnis der beiden Hauptformen derselben, der Fischflosse (des ,,Ichthyopterygiums") und der fünffingrigen (pentadactylen) Land- oder Handgliedmaße (des ,,Cheiropterygiums" der Tetrapoden), zueinander. Diese beiden Hauptformen folgen jede ihrem eigenen Bauplan, und es ist bisher nicht möglich, den der einen von dem der anderen mit Sicherheit abzuleiten. Ja, selbst die Ausbildung der Fisch-

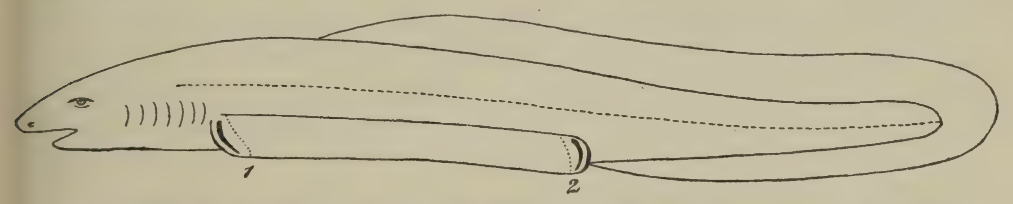


Fig. 1. Schema der Entstehung der paarigen Gliedmaßen aus den paarigen Flossensäumen bei den Vorfahren der Lurchfische und Amphibien. *1* Vorder-, *2* Hintergliedmaßen. Nach C. Rabl. Aus Hesse-Doflein.

flosse bietet so viele Verschiedenheiten, daß sich der Erkennung des gemeinsamen Planes vielfach Schwierigkeiten entgegenstellen. Übereinstimmender gebaut sind die verschiedenen Formen der Landextremität, und bei aller Mannigfaltigkeit der funktionellen Verwendung — als Kriechextremität, Stelze, Fallschirm, Flügel — lassen sie den gemeinsamen Grundplan gut erkennen; ja selbst, wo landlebende Formen wieder genötigt wurden, sich dem Wasserleben anzupassen, und dementsprechend die Extremitäten sich wieder zu breiten Rudern, ,,Flossen", umgestaltet haben, wie es bei den ausgestorbenen Meeressauriern (Ichthyosauriern, Sauropterygiern) der Fall war und bei den Walen unter den Säugern sich zeigt, bewahren diese Flossen doch den Grundplan der Landextremitäten und entfernen sich damit weit von den Fischflossen, denen sie nur äußerlich ähnlich werden.

Organgeschichte.

Die Geschichte der paarigen Wirbeltierextremitäten bietet so eins der schönsten Beispiele, um die verschiedenen Etappen der Organgeschichte überhaupt kennen zu lernen. Man bezeichnet Organe wie die Extremitäten, die im Bauplan der Organismen in wesentlich gleicher Weise und auf Grund wesentlich gleicher Entwickelungsvorgänge auftreten, als morphologisch gleichwertig oder homolog. Aber diese homologen Organe zeigen doch bei den einzelnen Formen mannigfache Besonderheiten, die, unter der Annahme einer einheitlichen Entstehung der einzelnen Tiergruppen — und so auch der Wirbeltiere —, als Folge und Ausdruck divergenter Entwickelung von einer gemeinsamen Urform aus aufgefaßt und bezeichnet werden. Die Fischflosse und die Handextremität, in den Formen, wie wir sie bisher kennen, zeigen in

ihrem Bau bereits diese weitgehende Divergenz voneinander, und nicht minder offenbart sich diese bei den besonderen Ausbildungsformen jener innerhalb der einzelnen Gruppen der Fische und Vierfüßer. Diese besonderen Formen lassen dabei aufs deutlichste die funktionelle Anpassung, d. h. die Anpassung an die besonderen Aufgaben, die sie zu erfüllen haben, und die Bedingungen, unter denen dies zu geschehen hat, erkennen: die Fischflossen, im allgemeinen breite Ruder, die zur Verdrängung einer größeren Wassermenge geeignet sind, passen sich unter Umständen den Funktionen eines Fallschirmes an (vordere Extremitäten der sog. fliegenden Fische), oder werden, wie die Brustflossen beim Knurrhahn, zu Schreitextremitäten; die Handextremitäten, in ihrer ursprünglichen Form wohl als Kriechorgane (wie etwa bei den Salamandern) zu denken, die seitlich vom Körper abstehen, aber denselben noch nicht tragen, übernehmen als Säulen oder Stelzen bei den Säugern auch diese eben genannte Aufgabe unter veränderter Anordnung ihrer Teile und gewinnen gerade in dieser Form wieder die Möglichkeit zu weitestgehender Differenzierung — zum Sprung, Klettern, Laufen, alles unter mannigfacher besonderer Ausgestaltung des einheitlichen Grundplanes —; sie bilden, unter stärkerer Inanspruchnahme der Haut und ihrer Gebilde, bei den Fledermäusen Fallschirme, bei den Vögeln Flügel, bei Wassertieren (Ichthyosauriern, Walen) Flossen. In all diesen Fällen bewahren sie ihre ursprüngliche Aufgabe im Dienste der Ortsbewegung, wenn sie diese Aufgabe auch unter recht verschiedenen Bedingungen erfüllen. Demgegenüber zeigen die vorderen Gliedmaßen des Menschen eine ganz andere Verwendung: losgelöst von der Aufgabe der Ortsbewegung sind sie zu den kunstvollen Greiforganen geworden, denen der Mensch seine beherrschende Stellung in der Natur verdankt. Hier können wir von einem wirklichen weitgehenden Funktionswechsel sprechen und erkennen so, daß morphologisch gleichwertige Organe auch verschiedene Verwendung besitzen können. Aber noch eine andere Erkenntnis ergibt sich aus dem Gesagten. Die Flossen der Fische, der ausgestorbenen Meeressaurier und der Wale erscheinen äußerlich ähnlich, infolge der funktionellen Anpassung an das Wasserleben, das breite Ruder verlangt; aber diese verschiedenen Flossen haben keine besonderen engeren Beziehungen zueinander: sie sind nur ganz allgemein, als „Extremitäten", morphologisch gleichwertig, homolog; als „Flossen" aber sind sie selbständig entstanden und so weit voneinander entfernt als möglich. Die Flossen der Meeressaurier sind aus Extremitäten landlebender Reptilien, die der Wale aus Extremitäten landlebender Säuger entstanden, von Formen aus, die vom Lande „ins Wasser gegangen sind"; und so haben sie weder untereinander eine engere Verwandtschaft, noch mit der Fischflosse. Ihre Ähnlichkeit ist eine rein äußere, beruhend auf „Angleichung" oder „Konvergenz", die wieder bedingt ist durch die funktionelle Anpassung. In gleicher Weise bieten die zu Fallschirmen umgewandelten Brustflossen fliegender Fische, die „Flügel" der ausgestorbenen Flugsaurier (*Pterodactylus* z. B.), der Fledermäuse, Vögel, lediglich Beispiele von konvergenter Entwickelung, die von ganz verschiedenen Ausgangspunkten aus und auf verschiedenen Wegen, aber unter dem Einfluß ähnlicher

Beanspruchung, Ähnliches hervorgebracht hat. Konvergente Entwickelung spielt eine außerordentlich große Rolle auch bei den Wirbeltieren; ihre Möglichkeit muß im Auge behalten werden, wenn es sich darum handelt, Verwandtschaftsbeziehungen zwischen verschiedenen Formen zu ermitteln. So gewiß es ist, daß solche Beziehungen nur auf Grund weitgehender Übereinstimmungen in den Organisationsverhältnissen erschlossen werden können, so wenig können wir, wenn wir gewisse Ähnlichkeiten in bestimmten Einrichtungen finden, immer sofort sagen, daß diese wirklich auf engerer Verwandtschaft beruhen. Zwischen Fischen, Meeressauriern und Walen bestehen ebensowenig engere verwandtschaftliche Verhältnisse als zwischen Fledermäusen, Flugsauriern und Vögeln. Das geht aus den sonstigen Organisationsverhältnissen mit Sicherheit hervor. —

Erste Entstehung, divergente Entwickelung, funktionelle Anpassung, die vielfach auch wieder zu konvergenter Entwickelung führt, Funktionswechsel — das sind eine Anzahl der wichtigsten Etappen in der Geschichte der Organe; ihnen schließt sich als letzte das Rudimentärwerden und der völlige Verlust an, ein Schicksal, das, wie oben gezeigt wurde, auch die Extremitäten der Wirbeltiere treffen kann.

III. Spezielle Morphologie der einzelnen Organsysteme der Wirbeltiere.

1. Integument (äußere Haut).

Die äußere Haut, die den Körper als oberflächlichste Schicht überkleidet und gegen die Außenwelt abschließt, ist infolge dieser peripheren Lage ganz besonders befähigt, eine Wechselwirkung des Organismus mit der Außenwelt zu vermitteln oder aber zu beschränken. Die Zahl der besonderen Aufgaben, die sie übernimmt, ist gerade bei den Wirbeltieren sehr groß. In mannigfacher Weise schützt sie den Körper: sei es gegen Feinde aller Art, sei es gegen mechanische Insulte oder gegen Temperatureinflüsse. Die Haut des Menschen erscheint gewiß recht weich, und doch bietet auch ihre dünne Oberhaut, solange sie unverletzt ist, einen Schutz gegen das Eindringen von Bakterien; in höherem Maße noch dienen hornige Schuppen, Stacheln, Borsten, Krallen, Nägel und Hufe, Hautzähne und knöcherne Panzer zum Schutz gegen Feinde, zum Teil auch gegen Verletzungen, die durch die leblose Umgebung dem Körper zugefügt werden könnten. In anderer Weise werden giftige Absonderungen und besondere Färbungen der Haut als Schutzeinrichtungen wirksam. Haare und Federn der warmblütigen landlebenden Säuger und Vögel schützen den Körper vor zu großer Abkühlung, wie die Schweißdrüsen der Säuger einer zu starken Erhitzung durch Absonderung wässerigen Sekretes, dessen Verdunstung Abkühlung bedingt, entgegenarbeiten. Groß ist ferner der Anteil, den die Haut an der Sinnesempfindung nimmt: die niederen Sinnesorgane der Tast-, Druck-, Temperaturempfindung liegen in ihr, die höheren Organe der Hör- und Geruchsempfindung entstehen von ihr aus, und auch am Aufbau des Auges nimmt sie Anteil. Sehr viel beschränkter ist dagegen ihre Bedeutung für die Lokomotion, und darin besteht ein bemerkenswerter Unterschied gegenüber

1. Integument Aufgaben der Haut.

den Wirbellosen. Immerhin beteiligt sie sich doch oft mittelbar an der Bildung der Lokomotionsorgane, indem sie die breiten Flächen der Flossen, Schwimm- und Flughäute sowie der Flügel schafft, oder an den Endgliedern der Gliedmaßen polsterartige Vorsprünge, Ballen, herstellt, die sich auch zu Haftscheiben umbilden können. Unmittelbar trägt sie aber zur Ortsbewegung nur noch in sehr seltenen Fällen bei: so bei den Larven des Amphioxus und der Amphibien (in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen), deren Körper mit Wimperzellen bedeckt ist und durch die Bewegungen derselben selbst bewegt wird. Nicht unwesentlich ist weiterhin, besonders bei manchen Amphibien, die Bedeutung der Haut für die Atmung; in mannigfache Beziehungen tritt sie durch die Ausscheidungen ihrer häufig in großer Zahl vorhandenen Drüsen; selbst Brutpflege übernimmt sie durch Bildung von Bruttaschen bei manchen Fischen (*Syngnathus*), von wabenartigen Räumen auf dem Rücken der surinamischen Kröte — beide bestimmt für die Aufnahme der Eier — aber auch von größeren Beuteln (bei den Beuteltieren), und endlich von besonderen Drüsen, deren Sekret der ersten Ernährung der Jungen dient (Säugetiere). Fügen wir noch hinzu den Hinweis auf die mannigfaltigen Färbungen, die als Schutz-, Schreck-, Lockfarben für das Tier von der allergrößten Bedeutung werden, sowie auf die Leuchtorgane, die, von der Haut aus ihre Entstehung nehmend, im Dunkel der Tiefsee ihren Besitzern die Umgebung erhellen und zugleich, wie die Farben der im Lichte lebenden Geschöpfe, Erkennungs- und Lockzeichen bilden, so haben wir eine Vielheit der Aufgaben und funktionellen Beziehungen der Haut erkannt, wie sie keinem anderen Organ des Wirbeltierkörpers wieder zukommt.

Bau der Haut. Und doch zeigt die Hülle des Körpers, die alle diese Leistungen übernimmt, einen recht einfachen Aufbau. Überall läßt sich eine oberflächliche, aus Zellen bestehende, vom Ektoderm stammende Oberhaut (Epidermis) und eine darunter gelegene bindegewebige, mesodermale Lederhaut (das Corium) unterscheiden, welch letztere bei den Kranioten durch eine mehr lockere, als Unterhautbindegewebe (subkutanes Gewebe) bezeichnete Schicht mit den darunter befindlichen Teilen (Muskulatur, Skelett) verbunden wird. Die Epidermis besteht nur beim Amphioxus aus einer einfachen Zellschicht, in der einzelne Elemente als Schleim absondernde, andere als Sinneszellen besonders differenziert sind; bei allen Kranioten ist sie zwei- oder mehrschichtig und läßt die unteren Schichten als Keimschicht (*Stratum germinativum*), die oberen, deren Elemente eine Umwandlung ihres Protoplasmas in Horn erleiden, als Hornschicht (*Stratum corneum*) unterscheiden. In der Keimschicht erfolgt, wie ja auch der Name andeutet, die Neubildung von Zellen, der Ersatz für die Elemente, die an der Oberfläche der Hornschicht als verbraucht abgestoßen werden. Bei Fischen, Amphibien und Reptilien findet sich, wenigstens vielfach, noch eine besondere Cuticula, die, von den oberflächlichsten Zellen der Hornschicht abgesondert, diese als dünnes Häutchen überzieht und zusammenhält, so daß die obersten Hornschichten nur als zusammenhängende Haut abgestoßen werden können. Dies erfolgt bei der periodischen Häu-

tung, wie sie bei Eidechsen oder Ringelnattern auch im Terrarium leicht beobachtet werden kann. Das „Natternhemd" stellt die abgestoßenen, durch die Cuticula zusammengehaltenen oberflächlichen Epidermisschichten dar, deren sich das Tier entledigt, indem es geradezu aus ihnen herauskriecht. Wo eine Cuticula nicht besteht, wie es bei allen Vögeln und Säugern der Fall ist, erfolgt die Abstoßung der oberflächlichsten Hornschichten in Form kleiner Schüppchen und fortgesetzt, nicht gebunden an bestimmte Termine. — In die Keimschicht dringen auch die letzten Verzweigungen der Nerven vor, und hier und da differenzieren sich gewisse Zellen in ihr zu besonderen Sinneszellen, d. h. Aufnahmestationen für nervöse Reize. Andere Zellen können als „einzellige Drüsen" die Fähigkeit zur Absonderung gewisser Stoffe erlangen (Fig. 4). Völliges Fehlen der ganzen Epidermis ist nicht häufig, kommt aber hier und da vor: so geht sie über den Schuppen mancher Fische zugrunde.

Die Fähigkeit der Epidermis zur Bildung besonderer Derivate ist groß. Ihre Entstehung nehmen dieselben alle von der Keimschicht, die sich auch dadurch als das noch lebensfähige Element der bereits dem Untergang entgegengehenden Hornschicht gegenüberstellt. In mannigfacher Form und Verwendung treten uns besondere Horngebilde entgegen: mehr oder minder über den ganzen Körper verbreitet als Schuppen und Schilder, Federn und Haare; in beschränkterer Lokalisierung als Krallen, Nägel, Hufe an den Extremitäten, als Hörner und Schnabelscheiden am Kopfe (Hörner der Rinder usw., Kiefer- oder Schnabelscheiden der Schildkröten, Vögel, Schnabeltiere und Ameisenigel). Eine weitere wichtige Bildung der Epidermis stellt der Schmelz dar, der die Hautzähnchen der Haifische aufbauen hilft und bei Ganoiden und Knochenfischen noch hier und da auf den Schuppen angetroffen wird.

Ganz anders geartete Derivate der Epidermis sind die Drüsen, schlauch- oder säckchenförmige, manchmal vielfach verzweigte, in die Lederhaut vordringende Einsenkungen der Epidermis, deren zusammensetzende Zellen die Fähigkeit zur Absonderung gewisser Sekrete ausbilden. Giftstoffe, die dem Tier (z. B. Kröten) einen Schutz verleihen, — wässerige Sekrete, die durch die Verdunstung des Wassers zur Abkühlung des Körpers beitragen („Schwitzen" bei Erhitzung), aber auch gewisse Umsatzstoffe aus dem Körper herausschaffen, — Fette, die Haut, Federn, Haare einzufetten haben, — phosphoreszierende Stoffe, die die sie erzeugenden Drüsen zu Leuchtorganen gestalten, werden so auf der Oberfläche des Körpers abgesondert.

Der Epidermis als Unterlage dient die Lederhaut, die aus bestimmt geordneten Bindegewebsbündeln mit oft reichlich eingestreuten elastischen Fasern besteht und Blut- und Lymphgefäße sowie Nerven, gelegentlich auch besondere Hautsinnesorgane einschließt, bei Vögeln und Säugern im Anschluß an die Federn und Haare auch besondere glatte Muskeln, die Aufrichter der genannten Gebilde, enthält. Im allgemeinen einförmiger als die Epidermis, kann doch auch sie den Ausgang besonderer, die Schutzfunktion der Haut erhöhender Gebilde abgeben. Hierher gehören vor allem die Papillen, hüglige Erhebungen des Coriums, die in die Epidermis hineinragen und in mannigfacher Aus-

dehnung von den Fischen bis zu den Säugern vorkommen. Nicht immer machen sie sich auf der Oberfläche des Körpers bemerkbar, sondern bleiben versteckt, da die Epidermis glatt über sie hinwegzieht; manchmal aber bedingen sie hüglige, warzenförmige Erhebungen der Haut. Eine ganz besondere Ausbildung erfahren sie bei den Reptilien, wo sie sich in Gemeinschaft mit der bedeckenden Epidermis zu den Schuppen gestalten; auch die Entwickelung der Vogelfedern nimmt von Coriumpapillen ihren Ausgang. In besonders hohem Maße erfährt die Lederhaut eine Steigerung ihrer Schutzfunktion durch Einlagerung größerer oder kleinerer Knochenstücke, die in ihrer Gesamtheit als Außenskelett (Exoskelett) bezeichnet werden. Die Schuppen der Fische, Panzer der Krokodile und Gürteltiere gehören hierher, aber auch gewisse Skelettstücke, die bei der Betrachtung des Skelettes Erwähnung finden werden.

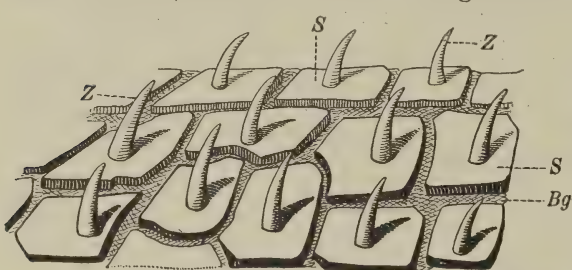


Fig. 2. Placoidorgane (Hautzähne) aus der Haut eines Haifisches. (Halbschematisch.) *S S* Sockelplatten, welche durch Bindegewebe (*Bg*) miteinander verbunden sind. *Z Z* Zähne. Nach Wiedersheim.

Beiden Schichten, der Epidermis wie der Lederhaut, gemeinsam sind endlich Farbzellen (Pigmentzellen), die die mannigfachen Färbungen der Hautdecke bedingen. Es gibt recht verschiedene solcher Chromatophoren; die verbreitetsten sind die Melanophoren, die in ihrem, mit reich verästelten Ausläufern versehenen Körper schwarz- oder gelblich-braune Farbstoffkörnchen enthalten. An vielen dieser Zellen ist eine unter dem Einflusse des Nervensystems erfolgende Wanderung der Farbstoffkörnchen nachgewiesen, die bald im Innern des Zellkörpers zusammengedrängt, „geballt" werden, bald in die feinsten Verzweigungen ausströmen können. Die Erscheinungen des Farbenwechsels, die bei manchen Wirbeltieren (beim Laubfrosch, *Chamaeleon*) beobachtet werden, sind an derartige Pigmentwanderungen geknüpft. Andere Farbzellen enthalten rote oder gelbe Fettfarbstoffe; auch die bei niederen Wirbeltieren weit verbreiteten, als Leukophoren bezeichneten Zellen, die Guaninkalk-Kristalle enthalten, werden unter die Farbzellen gezählt, da sie zwar an sich nicht gerade gefärbt, sondern weißlich sind, aber durch die physikalische Wirkung ihrer Kristalle zur Erzeugung gewisser Farben, namentlich des Blau, beitragen. Dabei ist noch zu bemerken, daß an der Herstellung der verschiedenen Färbungen der Wirbeltiere nicht bloß wirkliche Farbstoffe, sondern auch, z. B. bei Federn und Haaren, die Struktur der Gebilde, Anteil hat.

Die Färbungen der niederen Wirbeltiere, Fische, Amphibien, Reptilien, beruhen in erster Linie auf farbigen Bindegewebszellen, die in der Lederhaut ihren Sitz haben; bei Säugern kommen dieselben nur noch seltener vor, und hier werden dafür die tiefen Schichten der Oberhaut für die Färbungen bedeutungsvoll; sei es, daß sich hier wirkliche verzweigte Farbzellen finden, sei es, daß die Zellen der Keimschicht selbst Einlagerungen von braunen Farbstoffkörnchen enthalten. Auf solchen Farbstoffablagerungen in den tiefen

Schichten der Oberhaut beruhen auch die Färbungen der farbigen Menschenrassen.

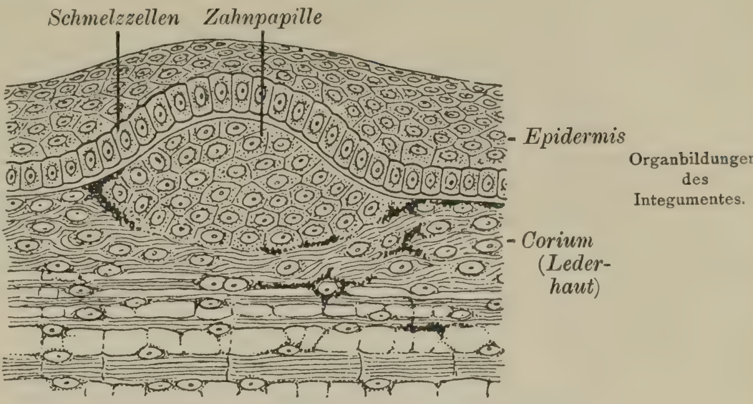


Fig. 3. Jüngste Anlage eines Hautzahnes eines Selachierembryos. Nach O. Hertwig.

Organbildungen des Integumentes.

Von den oben nur kurz aufgezählten Organbildungen des Integumentes erfordern einige noch eine etwas genauere Beachtung. So zunächst die einen Schutzpanzer herstellenden Gebilde, die bei den Fischen unter dem Sammelnamen Schuppen zusammengefaßt werden, unter sich aber sehr verschiedener Natur sind und nur darin übereinkommen, daß an ihrem Aufbau Knochengewebe einen großen Anteil nimmt. Bei den Haien erscheinen sie als sehr kleine winzige Hautzähnchen (Placoidorgane), die untereinander nur wenig fest verbunden sind und somit ziemlich lose in der Haut stecken (Fig. 2). Jedes solches Zähnchen läßt eine kleine knöcherne Basalplatte und den darauf sitzenden eigentlichen Zahn unterscheiden, der aus einer dem Knochen ähnlichen Substanz, dem Zahnbein (Dentin), und einer demselben aufsitzenden Kappe von Schmelz besteht. Das Zahnbein bildet die Hauptmasse des Zähnchens und enthält eine von weichem Bindegewebe mit Gefäßen und Nerven erfüllte Zahnhöhle; der ihm aufsitzende Schmelz ist die festeste Substanz, die der Wirbeltierkörper überhaupt erzeugt, und verdankt, wie Zahnbein und Knochen, seine Härte der Ablagerung von Kalksalzen. Diese Hautzähnchen beginnen ihre Entwickelung (Figg. 3 u. 4) mit der Entstehung kleiner zellreicher Papillen der Lederhaut, die in die dicke Epidermis eindringen. In dieser wachsen dann die Zellen, die die Papille unmittelbar überziehen, zu hohen Elementen, Schmelzzellen, aus, die weiterhin gegen die Papille hin den Schmelz absondern. Unter ihm erzeugen die oberflächlichsten Zellen der Papille, durch Abscheidung nach außen hin,

Schuppen der Fische.

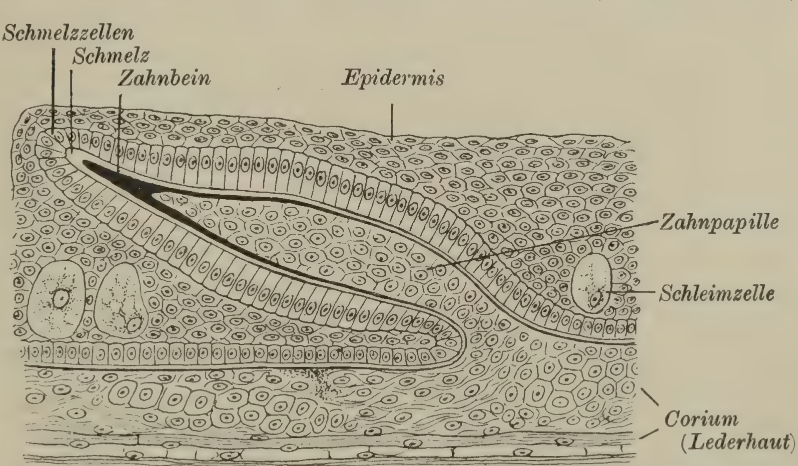


Fig. 4. Längsdurchschnitt durch eine ältere Anlage eines Hautzahnes eines Selachierembryos. Nach O. Hertwig.

das Zahnbein, während die aus Knochen (der hier auch als Zement bezeichnet wird) bestehende Basalplatte von dem Bindegewebe erzeugt wird, dem das Zähnchen aufsitzt. So beteiligen sich also an der Herstellung des ganzen Gebildes zwei Keimblätter: das Mesoderm, das dem Zahnbein und Zement, und das Ektoderm, das dem Schmelz den Ursprung gibt. Auch im späteren Leben findet fortgesetzt eine Neubildung von Zähnchen, die an die Stelle ausgefallener treten, statt.

Diese Hautzähnchen der Haie, die bei den einzelnen Arten recht verschiedene Formen besitzen und an gewissen Stellen auch zu größeren Gebilden sich entwickeln können, besitzen ein hohes morphologisches Interesse, da sie sich auch in die Mundhöhle hinein fortsetzen und tatsächlich den Zähnen wesensgleich sind, die bis zum Menschen herauf auf den Kiefern bestehen. Bei Besprechung der Darmorgane werden wir hierauf zurückkommen müssen.

Unter den übrigen Fischen treten Zähnchen des geschilderten Baues nur noch selten auf; die meisten Schuppenbildungen derselben entbehren der Zähnchen und bestehen ihrer Hauptmasse nach aus Knochenplättchen. Von den Ganoiden besitzen einige Formen sogenannte Ganoinschuppen, rhombische, in schrägen Reihen angeordnete und sich dachziegelförmig deckende Knochenplatten, die auf der Oberfläche mit einer dem Dentin nahe stehenden glänzenden Schicht mesodermaler Herkunft, dem sog. Ganoin, bedeckt sind. Bei den Stören sind nicht diese rhombischen Ganoinschuppen, sondern größere Knochenplatten vorhanden, die einen festen Panzer um den Körper bilden. Auch unter den Knochenfischen kommt es bei manchen Formen zur Ausbildung derartiger Knochenpanzer, doch wäre es ganz falsch, die betreffenden Formen etwa als untereinander enger verwandt zu betrachten: sie gehören vielmehr recht verschiedenen Gruppen an. Die meisten Knochenfische besitzen knöcherne verschieden gestaltete Schuppen, die unter der Oberhaut in besonderen Schuppentaschen der Lederhaut stecken. Wieder eigenartig sind die Schuppen der Doppelatmer gebaut, und bei manchen Fischen, z. B. den Aalen, ist das Schuppenkleid überhaupt (sekundär) rudimentär. Das Fehlen knöcherner Schuppen bei den Rundmäulern ist vielleicht eine primäre Erscheinung.

Hautverknöcherungen bei Tetrapoden.

Unter den lebenden Amphibien spielen Verknöcherungen der Haut nur eine verschwindende Rolle, etwas mehr Bedeutung gewinnen sie bei den Reptilien. Hier finden sich manchmal in die „Schuppen" der Echsen kleine Knochenplättchen eingelagert; größere Knochenschilder schaffen auf dem Rücken der Krokodile einen festen Panzer, an der Bauchseite der Brückenechsen und Krokodile treten Hautknochen in Form von dünnen Spangen als sog. „Bauchrippen" auf; vor allem aber besitzen die Schildkröten in ihrem Bauchschild eine aus reinen Hautknochenplatten zusammengesetzte Bildung. Auch an dem Aufbau ihres Rückenschildes nehmen Hautknochenplatten, namentlich als Randplatten, Anteil; in der Hauptsache wird dasselbe freilich von Teilen des Innenskelettes gebildet. Bei den Vögeln fehlen Hautverknöcherungen ganz, bei den Säugern gehören sie zu den größten Seltenheiten (Panzer der Gürteltiere). Alle die genannten Knochenbildungen, von den kleinen Schuppen der Fische an, bilden das Außen- oder Exoskelett.

Mit den knöchernen Schuppen der Fische durchaus nicht vergleichbar sind die Bildungen, die man bei den Reptilien als Schuppen zu bezeichnen pflegt (Fig. 5). Zwar entsteht auch bei der Entwickelung dieser Reptilschuppen zuerst eine Papille der Lederhaut, aber über dieser erzeugt dann die Oberhaut eine ganz besonders mächtige Hornschicht, die für alle Schuppenbildungen der Reptilien sehr charakteristisch ist, mögen dieselben rundliche Höcker (Körnerschuppen, z. B. der Geckos), oder breite Platten (Schilder, z. B. der Krokodile oder Schildkröten), oder durch schräge Umlagerung der Papille zustande kommende dachziegelförmig sich deckende Schindelschuppen (z. B. der Eidechsen und Schlangen), oder endlich mit Stacheln und Dornen versehene Stachelschuppen (z. B. bei Moloch horridus) darstellen. Zur Entwickelung von Knochenplatten in der bindegewebigen Grundlage aller dieser Bildungen kann Schuppen der Reptilien.

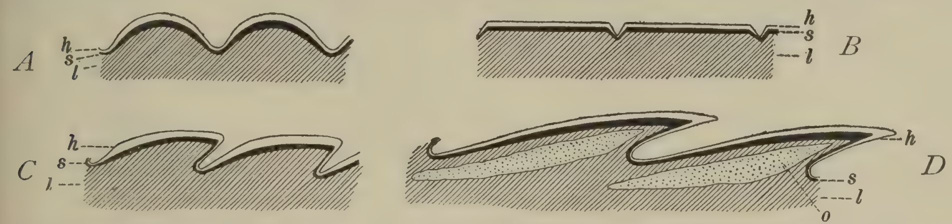


Fig. 5. Längsschnitte durch verschiedene Schuppen von Reptilien, Schemata. *A* Körnerschuppen, *B* Schilder, *C* Schindelschuppen, *D* Schindelschuppen mit Verknöcherungen. *h* Hornschicht, *s* Schleimschicht der Epidermis, *l* Lederhaut, *o* Knochen. Nach Boas.

es kommen, doch ist das die Ausnahme. Dem Besitz der Hornschuppen verdanken die Reptilien ihre alte Bezeichnung „Amphibia squamata", im Gegensatz zu den „Amphibia nuda", den eigentlichen „nackten" Amphibien, deren Haut dieser Bildungen entbehrt. Auf die Reptilschuppen zurückzuführen sind wohl auch die Schuppen an den Beinen der Vögel, vielleicht auch die Schuppenbildungen bei manchen Säugetieren (beim Biber und bei Mäusen am Schwanz, beim Schuppentier am ganzen Körper), was freilich nicht als sicher gelten kann. Jedenfalls zeigen sie einen ähnlichen Bau wie jene.

Ganz anders aussehende Gebilde, für die doch die Ableitung von den Reptilschuppen als sicher gelten kann, sind die Federn der Vögel, die ihre Entstehung ebenfalls mit der Bildung einer Papille des Coriums beginnen, dann freilich ihren eigenen Entwickelungsgang einschlagen und in noch höherem Maße als das bei der Reptilschuppe der Fall ist, auf Kosten der Epidermis zustande kommen. Die ausgebildete Feder mit ihrem Kiel und den zwei Reihen von Strahlen, die den Federbart (die Federfahne) bilden, ist wesentlich eine hornige, durch die Epidermis erzeugte Bildung; nur in das Innere ihres unteren, in einer Hauttasche steckenden Abschnittes, der Federspule, ragt der Rest der Coriumpapille hinein. Mannigfach ist die besondere Ausbildung der Federn: den kräftigen „Konturfedern", deren Strahlen mit untereinander verankerten Seitenstrahlen besetzt sind, stehen weiche kleine „Flaumfedern" mit spärlicher entwickelter Fahne gegenüber, und durch Rudimentärwerden und schließlich völligen Schwund des Federbartes kommen „Fadenfedern" zustande, die täuschend Haaren ähnlich sehen. Und doch ist eine nähere Verwandtschaft Federn und Haare.

zwischen Federn und Haaren mit Sicherheit auszuschließen. Darauf weist schon die Entwickelungsgeschichte hin. Im Gegensatz zu Schuppe und Feder beginnt das Haar seine Entstehung mit dem Auftreten einer Verdickung der Epidermis, die sich dann als Haarkeim in die Tiefe senkt, und in deren Grund erst sekundär eine kleine Papille des Bindegewebes eindringt (Fig. 6). Aus den zentralsten Partien des Haarkeimes geht weiterhin das Haar selbst hervor, während die umgebenden Zellmassen zu den Wurzelscheiden werden, die den Haarbalg, d. i. die Hauttasche, in der das ausgebildete Haar steckt, auskleiden. Am Haar sind gewöhnlich das Mark, die Rinde, und ein Oberhäutchen zu unterscheiden; der in die Haut versenkte Teil wird als Haarwurzel dem frei herausstehenden Schaft gegenübergestellt. Auch die Haare sind, ebenso wie die

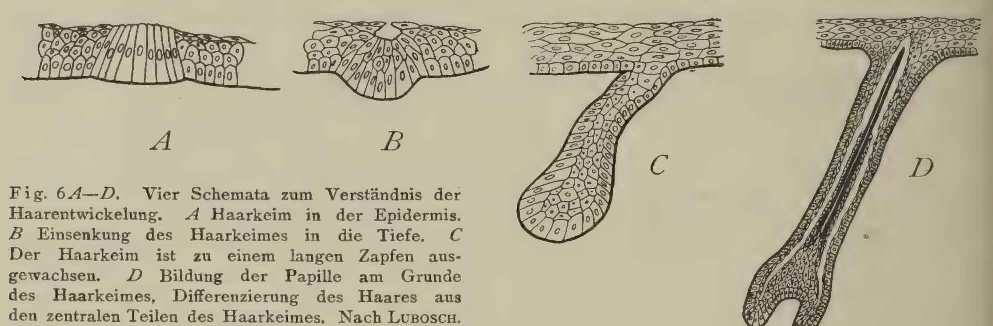


Fig. 6 *A—D*. Vier Schemata zum Verständnis der Haarentwickelung. *A* Haarkeim in der Epidermis. *B* Einsenkung des Haarkeimes in die Tiefe. *C* Der Haarkeim ist zu einem langen Zapfen ausgewachsen. *D* Bildung der Papille am Grunde des Haarkeimes, Differenzierung des Haares aus den zentralen Teilen des Haarkeimes. Nach Lubosch.

Federn, nicht alle gleichartig: kräftigen Stichelhaaren stehen dünne Wollhaare gegenüber, aber auch Borsten und Stacheln sind als besondere Abarten der Haare zu betrachten. Als wichtigster Bestandteil der Haare erweist sich immer die Rindenschicht, während das Mark viel mehr zurücktritt, vielfach auch ganz fehlt. Die Rindenschicht ist auch hauptsächlich der Sitz der Pigmentstoffe, die den Haaren ihre Färbung verleihen.

Viel umstritten ist die Frage nach der stammgeschichtlichen Herkunft der Haare. Von den darüber geäußerten Vorstellungen darf als ziemlich gesichert angesehen werden, daß die Haare im Anschluß an Schuppen entstanden, wie ja für die Säuger die Abstammung von Reptilien, und damit der ursprüngliche Besitz eines Schuppenkleides, anzunehmen ist. Noch jetzt läßt sich bei den Embryonen mancher Säuger eine Anordnung der Haare in Gruppen nachweisen, deren Stellung die Vermutung nahe legt, daß die ersten Haargruppen am freien Hinterrande von Schuppen entstanden. Damit ist denn auch zugleich das Verhältnis der Haare zu den Federn angedeutet. Vögel wie Säuger sind von schuppentragenden Reptilien abzuleiten, aber während in der Feder geradezu das Umwandlungsprodukt einer Schuppe zu sehen ist, kann von den Haaren nur gesagt werden, daß sie im Anschluß an die Schuppen entstanden sind. Von einem gemeinsamen Ausgangszustand aus ging also die Entwickelung verschiedene Bahnen, die beide zu einem funktionell ähnlichen Endziele führten: der Bildung eines vorzüglichen wärmenden Kleides um den Körper. Denn das Gefieder wie der Haarpelz erfüllen die Aufgabe, die Wärmeabgabe auf der Körperoberfläche zu beschränken, und können das, nicht nur, weil das Horn,

aus dem sie bestehen, ein schlechter Wärmeleiter ist, sondern auch weil durch die Anordnung der Federn und Haare in der Umgebung des Körpers kleine Räume mit stagnierenden Luftschichten erzeugt werden, die ganz besonders schlechte Wärmeleiter darstellen. Damit hängt es zusammen, daß Vögel und Säuger eigenwarme Tiere (Warmblüter) sind, d. h. Tiere, deren Temperatur, unabhängig von der der Umgebung, immer sich auf einer bestimmten, nur in geringen Grenzen schwankenden Höhe hält.

Unter den sonstigen Horngebilden, die oben noch genannt wurden, verdienen besondere Beachtung die verschiedenen Bekleidungen der Zehen: Krallen, Hufe, Nägel. Als Ausgangsform derselben ist die Kralle anzusehen, die bei Reptilien, Vögeln und vielen Säugern das Endglied des Fingers oder der Zehe dütenförmig umgibt; von ihr leitet sich, durch Zurücktreten des an der Unterseite befindlichen „Sohlenhornes“ und Hervortreten der die Oberseite bildenden „Krallenplatte“, der Plattnagel ab, wie er den Affen und den Menschen zukommt, außerdem aber auch, durch Entwickelung in anderer Richtung, der Huf der Huftiere. Die Ausbildung der Hufbekleidung in Zusammenhang mit der völligen Aufrichtung der Gliedmaßen auf die Spitzen der Finger und Zehen bedeutet innerhalb des Säugerstammes ein so wichtiges Merkmal, daß man die betreffenden Gruppen geradezu als Huftiere (*Ungulata*) den Krallen- und Nageltieren (*Unguiculata*) gegenüberstellt. Sonstige Horngebilde.

Endlich gedenken wir noch kurz der Hautdrüsen, die uns bei den Wirbeltieren in sehr mannigfacher Ausbildung entgegentreten. Im ganzen gering ist die Rolle, die sie bei den Fischen spielen. Hier sind zwar einzelne Zellen, denen die Fähigkeit zur Absonderung bestimmter Stoffe zukommt, vielfach in der Oberhaut verstreut, größere Drüsen aber sind nur bei wenigen Formen, z. B. als Giftdrüsen bei manchen Knochenfischen vorhanden. Und doch wird gerade bei den Fischen die morphologische Einrichtung der Drüsen zur Schaffung ganz besonders merkwürdiger Organe ausgenutzt: die Leuchtorgane, die sich bei verschiedenen namentlich in größeren Tiefen lebenden Formen finden, sind ihrem Bau nach als drüsige Gebilde, die einen phosphoreszierenden Stoff absondern, aufzufassen. Besondere Einrichtungen wie Reflektoren und Vorrichtungen, um das Licht abzublenden, gestalten die größeren dieser Organe, die in der Nähe der Augen liegen, zu Leuchtapparaten von höchster Leistungsfähigkeit aus. Hautdrüsen.

Die Wirbeltierklasse, deren Integument ganz besonders durch den großen Drüsenreichtum sein Gepräge erhält, sind die Amphibien. Meist handelt es sich um Drüsen, die die Form kleiner rundlicher Säckchen haben, von einer Schicht glatter Muskelzellen umgeben sind und ein scharfes, auf kleine Tiere vielfach giftig wirkendes Sekret absondern. Darin liegt dann ein Schutz für das Tier, ein gewisser Ersatz für den Mangel festerer Schuppenbildungen, wie sie den Reptilien zukommen. Bei diesen gehört dementsprechend das Vorkommen drüsiger Organe in der Haut zu den Seltenheiten, und das gleiche ist der Fall bei den Vögeln, wo nur eine einzige Drüse, die am Schwanze gelagerte Bürzeldrüse, vorhanden ist. Ihr fettiges Sekret dient zum Einfetten des Gefieders:

sie ist daher am stärksten ausgebildet bei Wasservögeln, fehlt aber manchen anderen Arten, wie den Papageien.

Demgegenüber bieten die Säuger mit dem Drüsenreichtum ihrer Haut wieder eine größere Ähnlichkeit mit den Amphibien, und diese Tatsache ist denn auch vielfach als Hinweis auf einen engeren verwandtschaftlichen Zusammenhang beider Klassen angeführt worden. Doch ist von den zwei Arten von Drüsen, die bei den Säugern unterscheidbar sind, nur die eine von Hautdrüsen, wie sie die Amphibien besitzen, ableitbar: die Knäuel- oder Schweißdrüsen, die ein wässeriges, häufig (wie z. B. beim Stinktier) Riechstoffe enthaltendes Sekret absondern und mit jenen Amphibien-Hautdrüsen den Besitz einer Hülle von glatten Muskelzellen teilen. Als Neuerwerbungen haben dagegen zu gelten die Talgdrüsen, die im Anschluß an die Haare entstanden zu denken sind und zum größten Teil tatsächlich auch in die Haarbälge einmünden, stellenweise freilich auch ohne Beziehungen zu Haaren gefunden werden. Auch sie können stark riechende Stoffe absondern.

Milchdrüse. Bei weitem der wichtigste Drüsenapparat der Säuger ist aber die Milchdrüse, deren Besitz ja eben das „Säugetier" kennzeichnet. Die eierlegenden Säugetiere (die Kloakentiere) zeigen in der Ausbildung dieses Apparates Verschiedenheiten gegenüber den lebendiggebärenden, und unter diesen wieder bieten die Beuteltiere die Besonderheit, daß bei ihnen die Milchdrüsen auf den Grund des am Bauche befindlichen Beutels, in den die Jungen nach der Geburt hineingebracht werden, beschränkt sind, während sie sich bei den übrigen Säugern in der Brust- und Bauchgegend finden können, genauer gesagt: jederseits im Verlaufe einer Linie, die sich von der Wurzel der vorderen Extremität zu der der hinteren erstreckt. Dieser Linie entsprechend kommt es bei manchen Formen tatsächlich zur Ausbildung von Milchdrüsen, während bei anderen nur die vorderen, bei noch anderen nur die hinteren Anlagen zur Entfaltung gelangen. So erstrecken sich beim Schwein die Milchdrüsen über die Brust- und Bauchgegend, bei Huftieren (z. B. Kühen, Ziegen) sitzen sie lediglich hinten, in der Leistengegend, beim Menschen nur in der Brustgegend. Doch kommen auch beim Menschen gelegentlich überzählige Milchdrüsen vor, die ihren Sitz entsprechend den oben genannten Linien haben können. Von den Beuteltieren an finden sich in dem Hautgebiet über den Milchdrüsen Erhebungen der Haut, Zitzen, auf denen die Drüsengänge zur Ausmündung kommen. In ihrem Bau zeigen auch sie manche Besonderheiten.

2. Skelettsystem.

2. Skelettsystem. Aufgaben des Skelettes. Mit dem Namen Skelett werden bekanntlich die Hartgebilde des Tierkörpers zusammengefaßt, deren Aufgabe es ist, den Weichteilen eine Stütze zu bieten, sie, wo es nötig ist, auch schützend zu umgeben (wie der Schädel das Gehirn, die Wirbelsäule das Rückenmark, der Brustkorb Herz und Lungen), endlich aber mit den Muskeln zusammen den Bewegungsapparat zu bilden. Die beiden erstgenannten Aufgaben erfüllen sie schon bei den niedersten Organismen; in den Dienst der Bewegung aber tritt das Skelett erst in den höheren

Formen seiner Ausbildung, wie bei den Gliedertieren unter den Wirbellosen und vor allem bei den Wirbeltieren. Vorbedingung für die Übernahme dieser Funktion ist die Gliederung des Skeletts in eine größere Anzahl einzelner Stücke, die untereinander beweglich, d. h. durch weichere, nachgiebige Massen, verbunden werden. An diesen Stücken greifen die Muskeln an, die die eigentliche Quelle der Bewegung bilden. Die Skeletteile sind die an sich starren Gebilde, auf die die Bewegung erst übertragen wird: sie bilden den passiven Anteil des Bewegungsapparates, die Muskeln den aktiven. Damit erscheint ganz allgemein die funktionelle Bedeutung des Skelettes an sich beschränkt, und es wird verständlich, daß es niedere tierische Organismen gibt, deren Körper keine eigentlichen Hartgebilde enthält. Selbst bei dem niedersten Wirbeltier, dem Amphioxus, besitzen die festeren stützenden Teile des Körpers noch nicht den geweblichen Charakter und die Konsistenz, die ihnen bei den übrigen Wirbeltieren zukommen. Immerhin spielt aber doch bei der Mehrzahl gerade der Wirbeltiere das Skelett auch funktionell eine nicht unwichtige Rolle; morphologisch aber, für die Form und Gestaltung des Körpers und seiner Teile, besitzt es eine Bedeutung, die ihm unter allen Organsystemen die erste Stelle anweist. Die vergleichende Betrachtung der Wirbeltiere, die danach strebt, die systematische Stellung der Formen zueinander, ihren verwandtschaftlichen Zusammenhang zu ergründen, muß in erster Linie das Skelett berücksichtigen, das nicht nur die Form des Gesamtkörpers im Grundriß herstellt, sondern auch in seiner Zusammensetzung, in der Zahl, Form und Anordnung seiner Teile die wichtigsten Merkmale zur morphologischen Charakterisierung der einzelnen Gruppen darbietet. So war es auch möglich, die ausgestorbenen Wirbeltierformen zu gruppieren, ihre Beziehungen zueinander und zu den lebenden Formen zu erforschen, lediglich auf Grund der Morphologie ihrer Skeletteile, die ja als Hartgebilde neben den Zähnen allein von den verschiedenen Organen des Körpers der Zerstörung trotzen und der Forschung erhalten bleiben konnten. Die Paläontologie der Wirbeltiere ist in erster Linie, ja fast ausschließlich, eine Morphologie des Skelettes jener alten verschwundenen Geschöpfe. —

Materialien des Skelettes.

Die Materialien, aus denen bei den Wirbeltieren die Skeletteile bestehen, sind Knorpel und Knochen; der erstere mit nicht unbeträchtlicher Druck- und Zugfestigkeit ausgestattet, biegsam, aber bald brechend und daher nur bei Wassertieren zur Herstellung ausgedehnterer Abschnitte des Skelettes geeignet, bei Landtieren lediglich zur Ergänzung der knöchernen Teile verwendbar; der letztere durch Einlagerung von Kalksalzen sehr viel widerstandsfähiger und daher in viel weiterem Umfange zu gebrauchen und namentlich bei landlebenden Formen bei weitem den größten Teil des Gesamtskelettes ausmachend. Die weicheren, zur Stützsubstanzgruppe gehörigen Gewebe, die die festen Skeletteile beweglich untereinander verbinden, füllen in den einfacheren Arten der Verbindungen den Zwischenraum zwischen den zwei zu vereinigenden Skelettstücken gleichmäßig aus; in den höheren Formen, den wahren Gelenken, sind sie lediglich an den Rändern der Endflächen der Skelettstücke befestigt

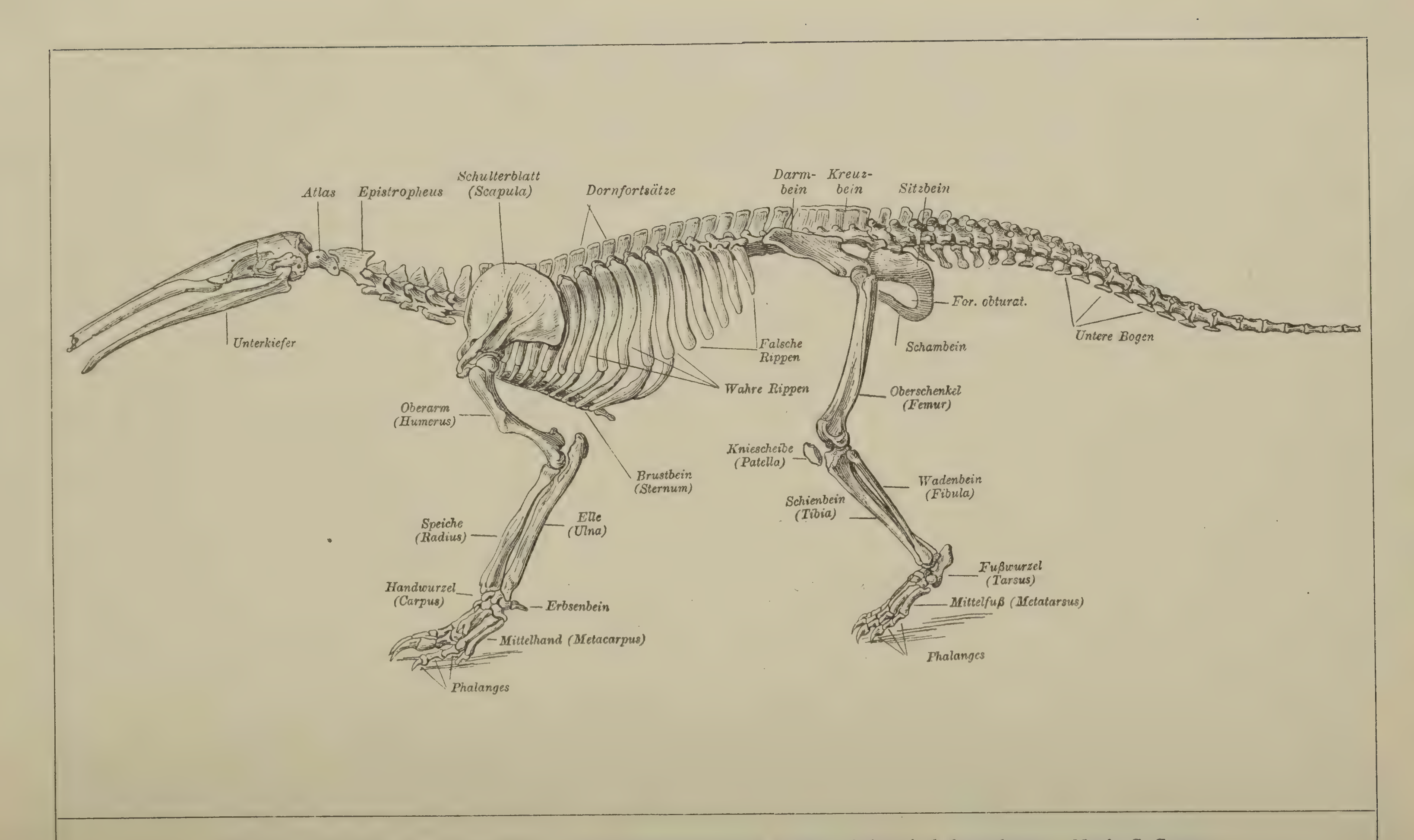


Fig. 7. Skelett des Ameisenbären. Die Extremitäten der rechten Seite sind fortgelassen. Nach G. CUVIER.

und bilden so einen mehr oder minder schlaffen Sack, die Gelenkkapsel, in deren Innerem, der Gelenkhöhle, jene eigenartig geformten Endflächen (Gelenkflächen) sich einander gegenüberstehen, sich berühren und aneinander schleifend verschieben können (Fig. 13 D).

Knorpel wie Knochen verdanken ihre Entstehung dem mittleren Keimblatt, und diese mesodermale Herkunft unterscheidet das Skelett der Wirbeltiere von vielen Skelettbildungen der Wirbellosen, die dem äußeren Keimblatt entstammen. Jene beiden Hartgebilde sind besondere Arten der Stützsubstanzgewebe, die als genetisch einheitliche Gewebsgruppe auf das Mesenchym oder Zwischenblatt zurückgeführt werden. Mit diesem Namen aber wird den epithelialen Keimblättern ein schon früh auftretendes Gewebe gegenübergestellt, das durch Auswanderung mesodermaler Zellen aus dem epithelialen Verbande, an verschiedenen Stellen des Mesoderms, entsteht (Fig. 8). Die auswandernden zelligen Elemente vermehren sich reichlich und bilden nun überall ein Füll- und Stützgewebe zwischen den epithelialen Keimblättern und ihren verschiedenen Bildungen. Dieses Stützgewebe bleibt aber nicht auf dem ersten indifferenten Zustand stehen, sondern erleidet mannigfache Umwandlungen und läßt die verschiedenen Arten des Bindegewebes, aber auch den Knorpel und den Knochen aus sich entstehen. Der Entstehungsort dieser Hartgebilde kann verschieden sein, und so finden sich denn auch im erwachsenen Zustande der Wirbeltiere Skeletteile in zweierlei verschiedener Lage: mehr an der Oberfläche des Körpers, unmittelbar unter der Oberhaut, die über ihnen sogar schwinden kann, so daß dann die Skeletteile frei zutage liegen, oder mehr in der Tiefe. Danach werden ein äußeres und ein inneres Skelett unterschieden. Das äußere Skelett (Hautskelett, Außenskelett), dem wir schon bei Betrachtung der Haut begegneten, spielt bei den Wirbeltieren nicht die große Rolle, die ihm bei den Wirbellosen zukommt; immerhin besitzen die Fische in ihrem Schuppenkleid, Krokodile und Gürteltiere in ihren knöchernen Panzern, die Schildkröten in ihrem Bauchschild recht ansehnliche äußere Skelette, und im Bereiche des Kopfes gelangen knöcherne Stücke, die ursprünglich in der Haut entstanden und somit dem äußeren Skelett angehören, zur Verbindung

Entstehung der Skeletteile.

Äußeres und inneres Skelett.

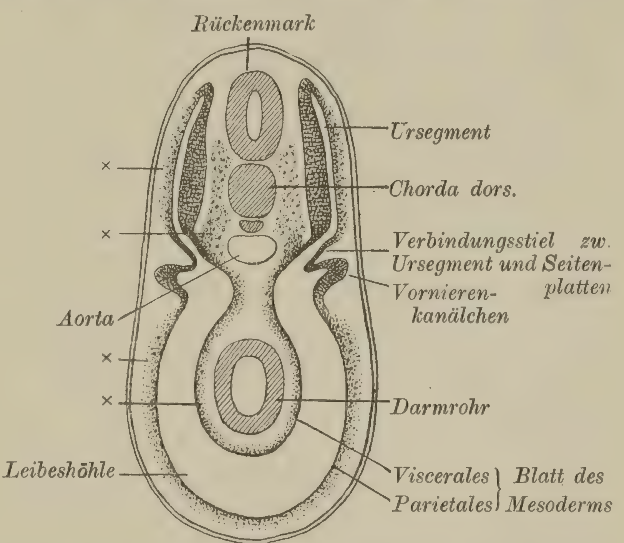


Fig. 8. Querschnitt durch die Gegend der Vorniere von einem Selachierembryo, bei dem die Ursegmente im Begriffe stehen, sich abzuschnüren. An den mit × bezeichneten Stellen findet die Bildung von Mesenchym statt. Nach v. WIJHE und O. HERTWIG.

mit den tiefer gelegenen Teilen des Innenskelettes und bilden so wichtige und unentbehrliche Bestandteile des Schädels (Scheitel-, Stirn-, Nasenbeine, Knochen des Gesichtsschädels). Bei weitem die meisten Skeletteile der Wirbeltiere entstehen aber von vornherein im Innern des Körpers: bei den Wirbeltieren erlangt das innere Skelett die höchste Stufe seiner Ausbildung, ihm fällt auch fast ausschließlich die Aufgabe zu, den passiven Anteil des Bewegungsapparates zu bilden. Dieser Sachverhalt hat denn auch dazu geführt, die meisten in der Haut gelegenen äußeren Skeletteile als Bestandteile der Haut und in Zusammenhang mit dieser zu behandeln, und unter dem „Skelett" im engeren Sinne nur die Teile des Innenskelettes und die wenigen Stücke des Außenskelettes zu verstehen, die sich jenem, namentlich im Bereiche des Kopfes, innig angeschlossen haben.

Knorpeliges Primordialskelett. Knöcherne Elemente: Deckknochen, Ersatzknochen.

Beim Amphioxus sind weder echte knorpelige noch knöcherne Teile vorhanden; man kann hier also von einem wirklichen Skelett noch nicht reden. Als Ersatz übernehmen verdichtete Bindegewebspartien, stellenweise mit einer bereits an Knorpel erinnernden Struktur, an verschiedenen Stellen, namentlich zwischen den Kiemenspalten, die Aufgabe, ein festeres widerstandsfähiges Gerüst zu bilden. Wirkliche Skelettgebilde finden sich zuerst bei den Rundmäulern, und hier, wie bei den Knorpelflossern (Selachiern), bestehen sie sämtlich nur aus Knorpel, während knöcherne Teile bei den Rundmäulern gar nicht, bei den Selachiern nur in der Haut, an der Basis der bereits besprochenen Hautzähnchen, vorhanden sind. Wirbelsäule, Schädel, Extremitätenskelett werden bei den Selachiern nur aus knorpeligen Stücken aufgebaut, und dieses Knorpelskelett, das somit die morphologisch ursprünglichste Form des Skelettes darstellt, und daher den Namen Primordial-(Ur-)Skelett erhalten hat, darf die größte Beachtung beanspruchen. Wie es in der Stammesgeschichte als erster Repräsentant eines wirklichen Skelettes auftritt, so bildet es auch in der Keimesgeschichte aller Wirbeltiere, die über jenen vorhin genannten stehen, die erste Erscheinungsform eines solchen. Es wird bei allen immer wieder angelegt; auch beim Menschen noch treten ein großer Teil des Schädels, die Wirbelsäule und die Stücke des Extremitätenskelettes embryonal knorpelig auf und verharren eine Zeitlang auf diesem embryonalen Stadium. Im Gegensatz aber zu Rundmäulern und Knorpelflossern, wo der Knorpelzustand des Skelettes das ganze Leben hindurch festgehalten wird, wird er bei den höheren Formen überwunden, indem zu den zuerst entstandenen knorpeligen Skeletteilen knöcherne hinzutreten, die sich, wie wir schon gesehen haben, ihrer ursprünglichen Lage nach in zwei Gruppen sondern. Die Knochen der ersten Gruppe nehmen ihre Entstehung in der Haut und in der Schleimhaut der Mundhöhle, d. h. in einiger Entfernung und getrennt von dem Knorpelskelett, dem sie sich lediglich auf seiner Oberfläche auflagern. Man hat sie daher als Deck- oder Belegknochen bezeichnet. Sie gehören dem Außenskelett an und sind mit den schon besprochenen knöchernen Schuppenbildungen der Haut auf eine Stufe zu stellen. Soweit sie in der Haut entstehen, sind sie wohl geradezu aus dem Zusammenfluß von Hautschuppen hervorgegangen; soweit sie

in der Schleimhaut der Mundhöhle ihren Ursprung nehmen, sind sie aus der Verwachsung von Zähnen entstanden zu denken. Doch können auch Sehnen-, Membran- und Band-Verknöcherungen „Deckknochen" liefern. Zeitlich repräsentieren die Deck- oder Belegknochen die zuerst auftretenden knöchernen Elemente, und zwar gilt dies für die Keimesgeschichte nicht weniger als für die Stammesgeschichte.

Die zweite Gruppe knöcherner Elemente, die zu den ursprünglichen knorpeligen Skeletteilen hinzutritt, entsteht in unmittelbarster Nähe der Knorpelteile, an Stellen, wo diese durch den Ansatz von Bändern oder Muskelsehnen besonders beansprucht werden. Hier lagern sich zunächst der Oberfläche des Knorpels dünne Knochenlamellen unmittelbar auf, die aber weiterhin auch in denselben eindringen können, wobei der Knorpel selbst zugrunde geht. So treten an Stelle des Knorpels knöcherne Territoren, die jenen in größerer oder geringerer Ausdehnung ersetzen und so mit Recht als Ersatzknochen bezeichnet werden können. Die gewöhnliche, nicht ganz genaue Ausdrucksweise sagt, daß der Knorpel stellenweise „verknöchert".

Bestandteile des ausgebildeten Skelettes.

So setzt sich das ausgebildete Skelett der meisten Wirbeltiere aus dreierlei Bestandteilen zusammen: 1. aus knorpeligen Partien, die erhalten bleibende Reste des ursprünglichen primordialen Knorpelskeletts darstellen; 2. aus Ersatzknochen; 3. aus Deckknochen. Die Menge des Knorpels, die erhalten bleibt, ist sehr verschieden und im allgemeinen bei den niederen Formen größer als bei den höheren, doch kann aus größerer Knorpelmenge nicht ohne weiteres auf ein primitives Verhalten geschlossen werden, da auch auf höheren Organisationsstufen noch eine Vermehrung des Knorpelbestandes eintreten, und wohl auch wieder eine Rückbildung von Ersatzknochen stattfinden kann. Bei weitem die meisten Knochen des Wirbeltierskelettes haben den Charakter von Ersatzknochen; die Deckknochen erlangen ihre reichste Entfaltung am Kopfe, wo sie ausgedehnte Partien des Schädels bilden können. Ob ein Knochen der einen oder der anderen Gruppe angehört, kann man ihm im ausgebildeten Zustande gewöhnlich nicht ansehen.

Einteilung des Skelettes.

Wir teilen das ganze Skelett ein in 1. das Achsenskelett, und 2. das Gliedmaßen- oder Extremitätenskelett. Am Achsenskelett aber sind bei allen Kranioten als zwei große Abschnitte unterscheidbar: a) das Rumpfskelett und b) das Kopfskelett.

1. Achsenskelett.

Rumpfskelett

a) Rumpfskelett (Wirbelsäule, Rippen und Brustbeinbildungen, Skelett des unpaaren Flossensaumes).

Ungegliederter Zustand.

Wollte man den Namen Wirbeltiere wörtlich nehmen und darunter nur Tiere mit einer aus einer Anzahl „Wirbel" zusammengesetzten Wirbelsäule verstehen, so würden, wie schon gesagt, mehrere Formen, die ihrer Gesamtorganisation nach zu den Wirbeltieren gehören, auf diesen Namen keinen Anspruch haben. Denn sie besitzen eben noch keine wirklichen Wirbel, sondern zeigen Zustände des axialen Rumpfskelettes, die dem gegliederten vorausgehen und entweder noch als ganz ungegliedert zu bezeichnen sind oder aber eine erst be-

ginnende Gliederung in verschiedener Weise erkennen lassen. Tatsächlich ist auch nicht die Wirbelsäule, sondern die Chorda dorsalis die erste axiale Stütze des Wirbeltierkörpers. Beim Amphioxus (Fig. 9) bleibt sie als solche zeitlebens bestehen: umgeben von einer, von ihr selbst ausgeschiedenen, Hülle (Chordascheide) erstreckt sie sich hier durch die ganze Länge des Körpers hindurch. Hartgebilde kommen nicht zur Entstehung, wohl aber bildet das Bindegewebe in der Umgebung der Chorda noch ein weiteres Gerüstwerk, das immerhin als ein Vorläufer eines Skelettes betrachtet werden kann.

Anfänge der Gliederung.

Zustände, die gewissermaßen die Anfänge einer Gliederung des Achsenskelettes darstellen, finden sich in verschiedener Form bei den Neunaugen, den Stören, Dipnoërn, in besonders einseitiger Ausbildung auch bei den Holocephalen. Als Beispiel diene der Befund beim Stör (Fig. 10). Die von einer

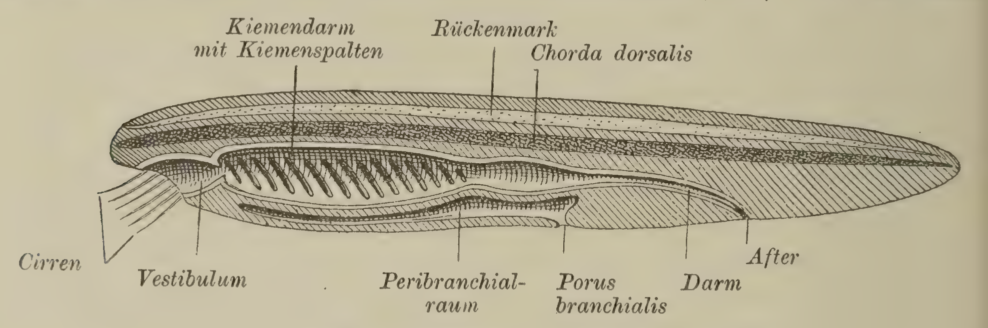


Fig. 9. Schematischer Längsschnitt durch Amphioxus. Nach Boas.

kräftigen Faserscheide umgebene zellige Chorda, deren vorderes Ende in den hinteren Teil der Schädelbasis aufgenommen wird, ist auch hier im Gebiete des ganzen Rumpfes einheitlich, doch sitzen ihr in regelmäßigen Abständen feste knorplige, zum Teil verknöcherte Skelettstücke auf, die ihre Entstehung dem umgebenden Bindegewebe verdanken. Sie werden mit dem Sammelnamen Bogenbildungen bezeichnet. Solcher Bogenbildungen sind zunächst unterscheidbar obere Bogen, die dorsal der Chorda aufsitzen, das Rückenmark umgeben, darüber noch einen zweiten zur Aufnahme eines Längsbandes bestimmten Kanal bilden und dann durch einen unpaaren in der Mittellinie aufsteigenden „oberen Dornfortsatz" fortgesetzt werden. Zwischen diesen oberen Bogen liegen kleinere obere Intercalaria oder Zwischenstücke. In ähnlicher Weise sitzen dem ventralen Umfang der Chorda untere Bogen und untere Intercalaria an; die unteren Bogen tragen im Rumpfteil die „unteren Rippen".

So ist also hier die Chorda mit ihrer Faserscheide noch durchaus einheitlich, durch die ihr aufsitzenden Bogenbildungen wird aber doch funktionell eine Gliederung bedingt: die Biegungen bei den Bewegungen des Tieres werden nun nicht mehr gleichmäßig in ihrer ganzen Länge erfolgen können, sondern wesentlich in den Zwischenräumen zwischen den aufsitzenden festen Stücken.

Gegliederte Wirbelsäule.

Damit sind denn Zustände geschaffen, die zu einer wirklichen Gliederung auch der Chorda, einer Zerlegung derselben in einzelne Stücke, überleiten. Eine solche Gliederung erfolgt schon bei vielen Fischen (Selachiern,

Knochenganoiden und Knochenfischen) und ist weiterhin ein durchgehendes Merkmal der Amphibien und Amnioten. Durch sie kommt es zur Ausbildung von Wirbelkörpern und damit zur Entstehung einer wirklichen Wirbelsäule.

Aber auch zur Erreichung dieses Zieles werden verschiedene Wege eingeschlagen. Den einen beschreiten die Selachier, indem bei ihnen innerhalb der Chorda-Faserscheide sich in regelmäßigen Abständen Verdickungen bilden, die verknorpeln und gegen die Chorda selbst vordringend diese in ihrem Inneren einschnüren. In ihren primitivsten Zuständen (bei den Grauhaien) besitzen sie die einfachere Form von zentral durchbohrten Scheiben; in ihrer höchsten Ausbildung (Fig. 11) werden sie sanduhrförmig und stellen dementsprechend geformte Wirbelkörper dar (auch als bikonkave, amphicoele, doppelt-trichterförmige Wirbelkörper bezeichnet). Durch ihre zentrale Öffnung geht der eingeschnürte Teil der Chorda hindurch, die sich nach beiden Seiten hin in den trichterförmigen Räumen der Wirbelkörper verbreitert und zwischen je zwei Körpern, zusammen mit dem unverknorpelten Abschnitt der Faserscheide ein nachgiebiges „Zwischenwirbelband" bildet, das Beweglichkeit zwischen den benachbarten Körpern gestattet. Der Aufbau der Wirbel wird vervollkommnet durch Bogenbildungen (obere und untere Bogen, dazwischen obere und untere Intercalaria), die außen den Körpern aufsitzen und dieselben sogar in ihrem ganzen Umfang umwachsen können.

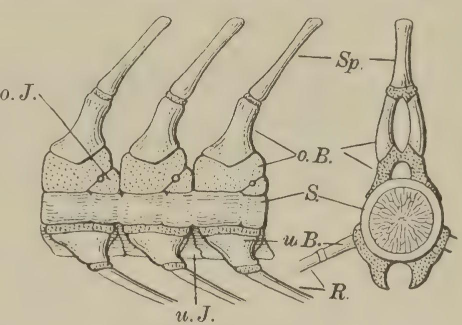


Fig. 10. Ein Stück Wirbelsäule des Störs in seitlicher Ansicht und bei Betrachtung auf dem Querschnitt. *ob. B.* oberer Bogen, *o. J.* oberes Intercalare, *u. B.* unterer Bogen, *u. J.* unteres Intercalare, *Sp* Processus spinosus (oberer Dornfortsatz), *R* untere Rippe, *S* Chordascheide. Nach R. Hertwig.

Haben wir hier Wirbelkörper, die vor allem innerhalb der Chordascheide, hauptsächlich von dieser selbst gebildet, liegen, so finden wir bei Knochenganoiden und Knochenfischen sowie bei Amphibien und Amnioten einen anderen Modus der Wirbelkörperbildung: ohne Beteiligung der Chordafaserscheide lediglich aus dem Bindegewebe in der Umgebung der Chorda („perichordal"). Auch die so entstandenen Wirbelkörper, die stets mehr oder minder vollständig verknöchern, haben oft noch die Form von Doppeltrichtern mit einer zentralen feinen Öffnung, durch die die stark eingeschnürte Chorda hindurchtritt (so bei Knochenfischen (Fig. 12), den meisten Knochenganoiden, manchen niederen Amphibien und selbst noch bei manchen Reptilien); innerhalb des Wirbelkörpers kommt es manchmal zu einer Verknorpelung der eingeschlossenen („intravertebralen") Chordapartie. Die weiten Räume zwischen je zwei Wirbeln werden durch weichere, nachgiebige Gewebsmassen ausgefüllt, die bei manchen Formen hauptsächlich durch erweiterte Abschnitte der Chorda selbst gebildet werden, während bei anderen die Chorda auch hier („intervertebral") eingeengt wird, und dafür von außen eindringendes Bindegewebe den Raum erfüllt. Daß auch

dieses verknorpeln und so einen „Zwischenwirbelknorpel" bilden kann, zeigen manche langschwänzige Amphibien (Fig. 13).

Eine höhere Stufe der Vervollkommnung bedeutet es, wenn die perichordal entstandenen Wirbelkörper untereinander durch wirkliche Gelenke verbunden werden. Dies ist der Fall unter den Fischen nur bei Lepidosteus, dann aber bei den höchststehenden Salamanderformen (Fig. 13D), bei den schwanzlosen Amphibien, bei fast allen Reptilien und bei den Vögeln. Die Wirbelkörper tragen dabei entweder vorn eine Pfanne und hinten einen Gelenkkopf oder umgekehrt. Natürlich setzt das Auftreten von Gelenkspalten zwischen den Wirbelkörpern das völlige Zugrundegehen der Chorda zwischen je zwei Wirbeln voraus, und

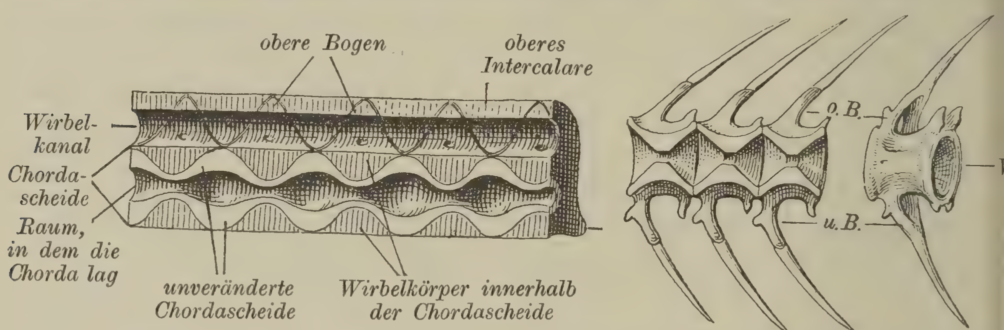


Fig. 11. Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines Haifisches, schematisiert. Chorda entfernt, so daß man nur die Höhlung sieht, in der sie gelegen hat. Nach Boas.

Fig. 12. Schwanzwirbel eines Karpfen. *o. B.* oberer Bogen, *u. B.* unterer Bogen, *Wk* Wirbelkörper. Nach R. Hertwig.

damit ist eben die Gliederung des Achsenskelettes zur höchsten Stufe gelangt: an die Stelle eines einheitlichen Stabes ist eine aus zahlreichen Stücken zusammengesetzte Wirbelsäule getreten. Auch innerhalb der Wirbelkörper pflegt dabei die Chorda zugrunde zu gehen. Bei den Säugern wird dieser Endzustand nicht erreicht: hier bleiben die knöchernen Wirbelkörper, die vorn wie hinten mit etwa planen Flächen abschließen, durch faserknorplige Zwischenwirbelscheiben verbunden, in deren Mitte ein Rest der Chorda dorsalis als „Gallertkern" sich erhält. Innerhalb der Wirbelkörper geht aber die Chorda zugrunde.

Auch den Wirbelkörpern, die aus dem Gewebe in der Umgebung der Chorda ihren Ursprung nehmen, schließen sich Bogenbildungen an, die aber, verglichen mit denen etwa der Störe und Haie, einfacher sind und meist mit den Wirbelkörpern zu einer Einheit zusammenfließen. Ein bei den Knochenfischen gewöhnliches Verhalten zeigt Fig. 12: dem amphicoelen Wirbelkörper schließen sich die oberen Bogen an, die über dem Wirbelkanal (der das Rückenmark enthält) sich vereinigen und in einen oberen Dornfortsatz fortsetzen; dazu kommen untere Bogen, die im Rumpfteil kurze auseinanderstehende Fortsätze darstellen, im Schwanzteil aber sich zur Bildung eines Kanals für die Schwanzgefäße vereinen und in einen unteren Dornfortsatz sich fortsetzen. Bei den Amphibien und Amnioten erscheinen die oberen Bogen komplizierter gestaltet, die unteren fehlen dagegen vielfach gänzlich. An den oberen entwickeln sich außer dem schon bei den Fischen vorhandenen oberen Dornfortsatz noch jederseits ein Querfortsatz, der manchmal durchbohrt ist und Rippen zur Anlagerung sowie

Muskeln zur Befestigung dient, ferner am vorderen und hinteren Umfang jederseits Gelenkfortsätze, also zwei vordere und zwei hintere, durch die benachbarte Wirbel noch weiter miteinander verbunden werden (Fig. 14). Untere Bogen, die wie bei den Fischen einen Kanal für Blutgefäße umschließen, finden sich am Schwanze bei langschwänzigen Amphibien, manchen Reptilien (Krokodilen, Brückenechsen u. a.), selbst noch bei einigen Säugern (Fig. 7). Vielleicht sind hierher zu zählen aber auch die soliden unteren Dornfortsätze, die bei

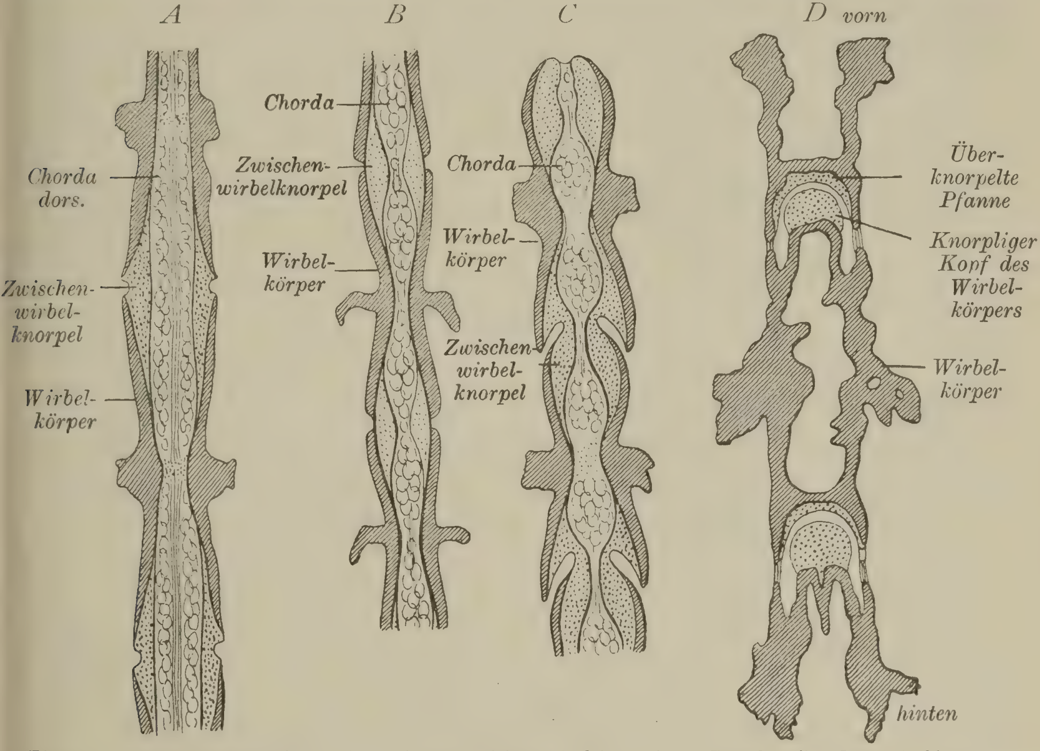


Fig. 13. Längsdurchschnitte durch die Wirbelsäule einiger Urodelen. *A* von Ranodon sib., *B* von Amblystoma tigrinum, *C* von Gyrinophilus porphyr., *D* von Salamandrina perspicillata. Nach WIEDERSHEIM.

vielen Reptilien, aber auch bei Vögeln von der Unterfläche der Halswirbel aus sich zwischen die hier gelegenen Muskeln einschieben.

Gesamtwirbelsäule.

Diese nur in ganz groben Umrissen die wichtigsten morphologischen Tatsachen skizzierende Schilderung erfordert eine wenigstens kurze Ergänzung durch Betrachtung der Gesamtwirbelsäule bei den verschiedenen Formgruppen. Eine solche lehrt uns die mannigfachsten Anpassungen an die Besonderheiten der Lebensweise und Beziehungen zu den verschiedensten sonstigen Einrichtungen der Organismen kennen. Einfach in ihrer Gliederung erscheint die Wirbelsäule der Fische, an der nur ein Rumpf- und ein Schwanzabschnitt unterscheidbar sind: ersterer so weit reichend, als die Leibeshöhle sich erstreckt, und gewöhnlich Rippen tragend, letzterer jenseits dieses Gebietes, mit kräftiger Muskulatur versehen und das Hauptbewegungsorgan bildend. Die Zahl der Einzelwirbel, die sie zusammensetzen, schwankt in sehr weiten Grenzen: bei

den Haien groß, oft sehr groß (bis gegen 365), wird sie bei Knochenfischen geringer, kann manchmal sogar sehr klein werden (bis 15) und erhält sich nur bei Formen mit langem wurmförmigen Körper und ganz zurücktretenden Flossen auf größerer Höhe (Aal: 200). Demgegenüber zeigt die Wirbelsäule der landlebenden Wirbeltiere eine reichere Gliederung und überhaupt ein mannigfaltigeres Verhalten im einzelnen. Zu der Ausdehnung der Leibeshöhle kommt der Einfluß der vorderen und der hinteren Extremitäten als Gliederung bedingendes Moment hinzu. Das Gebiet, in das die Leibeshöhle vorn nicht hineinragt, wird als ,,Halsteil" bezeichnet; seine hintere Grenze fällt mit der Lage des Schultergürtels zusammen. Im hinteren Gebiet der Wirbelsäule bedingt die Anlagerung des Beckengürtels an die Wirbelsäule die Ausbildung eines ,,Kreuzteiles", der bei Amphibien aus einem, bei Reptilien aus zwei Wirbeln besteht, während bei Vögeln und Säugern eine größere Anzahl von Wirbeln unter Verschmelzung zu einem Kreuzbein zusammentreten. Der ganze Abschnitt der Wirbelsäule zwischen Hals- und Kreuzteil bildet dann den ,,Rumpfteil" der Wirbelsäule, an dem durch die Ausbildung von Rippen ein vorderer ,,Brustteil" von einem hinteren ,,Lendenteil", nicht immer mit guter Begründung und fester Grenzbestimmung, unterschieden werden. Was hinter dem Kreuzteil der Wirbelsäule folgt, ist dann der ,,Schwanzteil" derselben, von sehr verschiedener Länge und sonstigem verschiedenem Verhalten, auch nicht immer als Stütze eines frei hervortretenden äußeren Schwanzes erscheinend, sondern manchmal (z. B. bei den ,,schwanzlosen" Amphibien) als gar nicht unbeträchtlicher Abschnitt, an dem auch die einzelnen Wirbel untereinander verschmelzen können, im Inneren des Körpers versteckt (,,Innenschwanz"). Die Zahl der Wirbel an der Gesamtsäule wie an den einzelnen Abschnitten schwankt sehr bedeutend und steht zu dem Verhalten der Extremitäten vor allem in bestimmter Beziehung. So steigt die Gesamtzahl der Wirbel bei Schlangen, wo die Wirbelsäule allein vom Skelett die Ortsbewegung besorgt, Extremitäten aber fehlen, sehr beträchtlich (bei der Tigerschlange auf 422), während sie anderseits bei den schwanzlosen Amphibien bis auf 9 oder 8 freie Wirbel, denen sich noch ein aus der Verschmelzung mehrerer Schwanzwirbel entstandenes Schwanz- oder Steißbein anschließt, sinkt. (Die Blindwühlen besitzen bis 300, der Aalmolch 100, der Salamander 42 Wirbel; bei den Echsen steigt die Zahl selten über 100, bei den übrigen Reptilien — mit Ausnahme der Schlangen — sowie bei Vögeln und Säugern ist

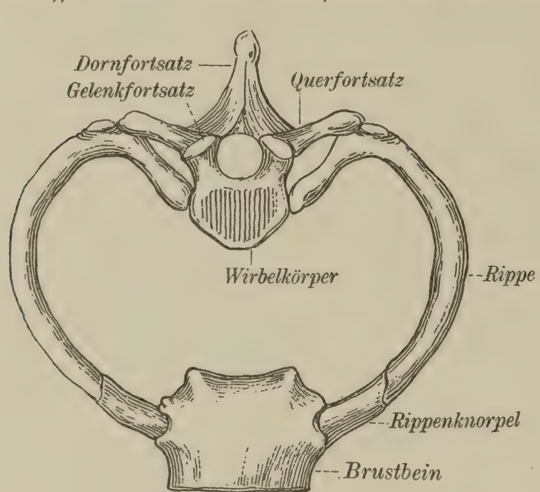


Fig. 14. Erster Brustwirbel mit den ersten Rippen und dem obersten Teil des Brustbeines. Aus Wiedersheim, Bau des Menschen.

sie wesentlich kleiner.) Die Beweglichkeit ist um so mehr über die ganze Säule verteilt, je mehr diese an der Ortsbewegung Anteil nimmt, während stärkeres Hervortreten der Extremitäten eine schärfere Scheidung in bewegliche und starre Abschnitte zur Folge hat. Das erstere ist der Fall bei Schlangen und anderen fußlosen Formen, für das letztere können als Beispiel die Schildkröten und Vögel dienen, bei denen nur drei Abschnitte an der ausgebildeten Wirbelsäule unterscheidbar sind: vorn ein beweglicher Hals-, hinten ein beweglicher Schwanzteil und dazwischen ein starrer, die übrigen Gebiete in sich vereinender Abschnitt. Seine Unbeweglichkeit ist bei den Schildkröten durch die Ausbildung des Rückenschildes, bei den Vögeln vor allem durch die sehr starke Ausdehnung des Beckens bedingt, das sich mit seinem Darmbein jederseits nach vorn wie nach hinten weit auf die Wirbelsäule heraufschiebt, nach vorn bis auf den hinteren Teil der Brustwirbelsäule, nach hinten auf einen Teil der Schwanzwirbelsäule. So vernichtet es die Beweglichkeit dieser Abschnitte und bringt ihre einzelnen Wirbel untereinander zur festen Verwachsung zu einem starren Abschnitt, dem sich vorn dann noch die übrigen Brustwirbel, ebenfalls untereinander fast unbeweglich werdend, anschließen. Vom Standpunkte funktioneller Betrachtung aus ist darin eine Besonderheit zu sehen, die mit der den Vögeln eigentümlichen Art der Fortbewegung durch den Flug zusammenhängt: jene Umwandlung des ganzen mittleren Abschnittes der Wirbelsäule zu einem starren Gebilde sichert die feste Walzenform des Vogelkörpers beim Fliegen und verhindert das Schlottern oder Heruntersinken des Hinterkörpers, ohne daß dazu besondere Muskelmassen und damit eine unzweckmäßige Vermehrung des Gewichtes verbunden wären.

Auch abgesehen von Schildkröten und Vögeln, deren Wirbelsäule einseitig ausgebildete Einrichtungen zeigt, pflegt die Brustwirbelsäule der Tetrapoden ein starrerer Abschnitt zu sein, da sie meist Rippen trägt, von denen ein Teil ventral durch das Brustbein verbunden wird. Fehlen der Rippen wie bei den schwanzlosen Amphibien oder Fehlen des Brustbeines wie bei den Schlangen gestattet auch der Brustwirbelsäule eine größere Beweglichkeit. Eine solche kommt sehr gewöhnlich dem Halsteil, der als beweglicher Stiel für den Kopf zu dienen hat, und dem Lendenteil, der in ähnlicher Weise einen beweglichen Stiel für den Vorderkörper bildet, zu, wenn es sich nicht um Wassertiere, wie die Wale handelt, bei denen der als Wasserbrecher vorangehende Kopf festere Verbindung braucht, und demzufolge die Halswirbelsäule durch Verkürzung und Verwachsung der Halswirbel zu einem kurzen starren Abschnitt wird. Diesem Extrem stehen die langen beweglichen Hälse der Schildkröten und Vögel gegenüber.

Ganz besonders wichtige Ergebnisse liefert ein Vergleich der Zahlen der Einzelwirbel innerhalb der einzelnen Abschnitte der Säule. Das Prinzip, nach dem sich die verschiedenen Einzelbefunde erklären lassen, ist das, daß innerhalb eines einzelnen Abschnittes eine Vermehrung oder Verminderung der Wirbelzahl niemals durch Einfügung oder Ausschaltung eines Wirbels stattfindet, sondern daß die Verschiedenheit der Zahlen, die einen Abschnitt zusammen-

setzen, auf Grenzverschiebungen beruhen, so daß also ein Abschnitt auf Kosten seiner beiden Nachbarn wachsen oder zugunsten derselben kleiner werden kann. Brustwirbel können durch Reduktion der Rippen zu Hals- oder Lendenwirbeln werden, Lendenwirbel durch Vorrücken des Beckens zu Kreuzwirbeln. Bei diesen Grenzverschiebungen spielen die Wanderungen der Extremitäten die Hauptrolle. Weder der Schultergürtel noch der Beckengürtel haben eine ein für allemal konstante Lage am Rumpf; beide lassen vielmehr Verschiebungen erkennen, die innerhalb der einzelnen Klassen ganz bestimmte Richtungen zeigen. So wandert bei den Vögeln der Schultergürtel nach hinten, wodurch ein immer größerer Abschnitt der Wirbelsäule vorn als Halsteil frei wird (die Zahl der Halswirbel beträgt bei Tauben und Spechten 12, beim Flamingo 18, beim Schwan 23), während anderseits bei den schwanzlosen Amphibien sich der Beckengürtel mit der hinteren Extremität im Laufe der Stammesgeschichte weit nach vorn verschoben hat, so daß nur 7 oder 8 freie Wirbel vor dem Kreuzwirbel liegen. In ähnlicher Weise läßt sich nachweisen, daß auch bei den Vorfahren des Menschen eine Vorwärtswanderung des Beckens stattgefunden hat, ja daß sogar dieser Prozeß noch nicht zum Stillstand gekommen ist. Unter dieser Betrachtungsweise gewinnen Varietäten der Wirbelsäule bei den verschiedenen Formen ein ganz besonderes Interesse. Wirkliche Unterdrückung von Wirbeln, Schwund von solchen, beobachtet man nur an beiden Enden der Wirbelsäule, am hinteren wie am vorderen. Namentlich findet vom hinteren Ende der Säule aus eine Verkürzung derselben statt.

Die Verhältnisse am vorderen Teil der Wirbelsäule erfordern noch eine ganz besondere Beachtung. Entwickelungsgeschichte und vergleichende Anatomie bekunden übereinstimmend, daß schon bei den Selachiern der hinterste Teil des Schädels sich aus Skelettsegmenten aufbaut, die eigentlich den vordersten Teil der Wirbelsäule darstellen, und daß bei den höheren Fischen wie bei den Amnioten noch weitere Wirbel in den Aufbau des Schädels einbezogen werden. Als Schlußfolgerung ergibt sich, daß die cranio-vertebrale Grenze bei den einzelnen Wirbeltieren nicht überall an gleicher Stelle liegt. So entspricht die bei den Knochenfischen nicht der bei den Selachiern, und die bei den Amnioten nicht der bei den Amphibien. Aber bei allen den genannten Formen ist doch die Schädelwirbelverbindung auf eine Verbindung, die ursprünglich zwischen zwei Wirbeln lag, zurückzuführen. Bei den Fischen gleicht sie demnach auch in ihrem Bau meist einer solchen, während sie bei den landlebenden Formen in besonderer Weise ausgestaltet wird, um dem Kopfe eine besondere Beweglichkeit zu sichern. Doch bestehen auch hier Verschiedenheiten. Bei den Amphibien schließt der Schädel hinten mit zwei Gelenkhöckern (Hinterhaupthöckern) ab, die mit zwei Pfannen des vordersten Wirbels gelenkig verbunden werden in Gelenken, die wohl mit Bogengelenken der Wirbelsäule vergleichbar sind. Dagegen besteht bei Reptilien und Vögeln nur ein einziger Hinterhaupthöcker, der in sehr eigenartiger Weise mit dem ersten und dem zweiten Wirbel verbunden wird. Der erste Wirbel der genannten Formen, der als Atlas bezeichnet wird, entspricht nur einem Halbwirbel, indem ein wichtiger Bestandteil von

ihm, der von der Chorda dorsalis durchsetzte Körper, sich von ihm getrennt und als Zahnfortsatz dem zweiten Wirbel (Drehwirbel, *Epistropheus*) angeschlossen hat. Der eine Hinterhaupthöcker des Schädels verbindet sich demnach in hier nicht näher zu erörternder Weise mit den Bogenteilen des Atlas, wie mit dem Zahn des Epistropheus. Grundsätzlich das gleiche gilt auch für die Säuger, wenn auch hier die Bildung des Drehwirbels etwas anders vor sich geht als dort. Darin stimmt sie jedenfalls mit der bei den Reptilien überein, daß der Drehwirbel einen Zahnfortsatz erhält, der auf den Körper des ersten Wirbels zurückzuführen ist, und daß demnach dem Atlas ein eigentlicher Körperabschnitt fehlt. Mehr in die Augen springend ist ein anderer Unterschied: bei den Säugern schließt der Schädel mit zwei Hinterhaupthöckern ab, ähnlich wie bei den Amphibien. Man hat darin auch einen Hinweis auf die Amphibienabstammung der Säuger sehen wollen, doch mit Unrecht, denn es ließ sich nachweisen, daß diese zwei Hinterhaupthöcker der Säuger durch Zerlegung des einen Höckers der Reptilien entstanden sind, wie auch der ganze Kopfgelenkapparat bei den Säugern die vollkommenste Übereinstimmung mit dem der Reptilien zeigt. Die Zweihöckrigkeit des Säuger- und Amphibienschädels beruht auf Konvergenz; ein Vergleich beider ist schon darum ausgeschlossen, weil der Säugerschädel um drei Wirbel länger ist als der Amphibienschädel, somit die hintere Schädelgrenze bei beiden gar nicht an der gleichen Stelle liegt.

Anhangsgebilde der Wirbelsäule Skelett des unpaaren Flossensaumes.

Von den Anhangsgebilden der Wirbelsäule sind zuerst zu nennen die Skeletteile, die bei den Fischen den unpaaren Flossensaum oder die einzelnen Abschnitte desselben (Rücken-, Schwanz-, Afterflosse) stützen. Von den Selachiern an sind diese Skelettstücke zweierlei Art: eine erste Kategorie schließt sich als Flossenstrahlträger an der Basis der Flosse den Dornen der Wirbel an, die zweite ist als Flossenstrahlen in den äußeren Teil der Flosse eingelagert. Die Flossenstrahlträger gehören zum Innenskelett und sind knorplig oder knöchern, die Flossenstrahlen werden bei Haien und Dipnoern von festen Bindegewebsfäden (fälschlich als Hornfäden bezeichnet) gebildet, bei den Ganoiden und Teleostiern durch knöcherne (harte, oder weiche gegliederte) Strahlen, die die Natur von Deckknochen, also von Integumentalbildungen, haben. Nur der Schwanzflosse fehlen Flossenstrahlträger; hier sind demnach die Flossenstrahlen unmittelbar den Dornen der Schwanzwirbelsäule angeschlossen, wohl im Interesse größerer Festigkeit der Schwanzflosse, die ja das Hauptbewegungsorgan der Fische bildet. Ein für die Stammesgeschichte wie für die Systematik wertvolles Merkmal stellt die Form der Schwanzflosse dar, deren Verschiedenheiten aus der Fig. 15 hervorgehen. Den Ausgang bildet die diphycerke Flosse, die das Ende der Wirbelsäule gleichmäßig umsäumt (z. B. bei *Protopterus*); ihr schließt sich die heterocerke Form an mit nach aufwärts gekrümmter Wirbelsäule und ungleichen Lappen der Flosse (Haie, Stör), und als jüngste und letzte Form erscheint die homocerke Flosse, bei der zwar auch die Wirbelsäule mit ihrem Ende aufwärts, in den oberen Lappen der Flosse,

gerichtet ist, durch ungleiche Länge der Skeletteile aber doch äußere Gleichheit des oberen und unteren Flossenlappens erzielt ist. Sie zeichnet den jüngsten Zweig der Fische, die Knochenfische, aus. — In den medianen Flossensäumen der Amphibien und höheren Formen finden sich keine Skelettstücke mehr.

Rippen. Eine viel weitere Verbreitung besitzen die Anhangsgebilde der Wirbelsäule, die als Rippen bezeichnet werden. Die Vergleichung lehrt, daß morphologisch zwei Arten von Rippen scharf unterschieden werden müssen: untere und obere. Die unteren, die auf die Fische beschränkt sind, finden sich in den binde-

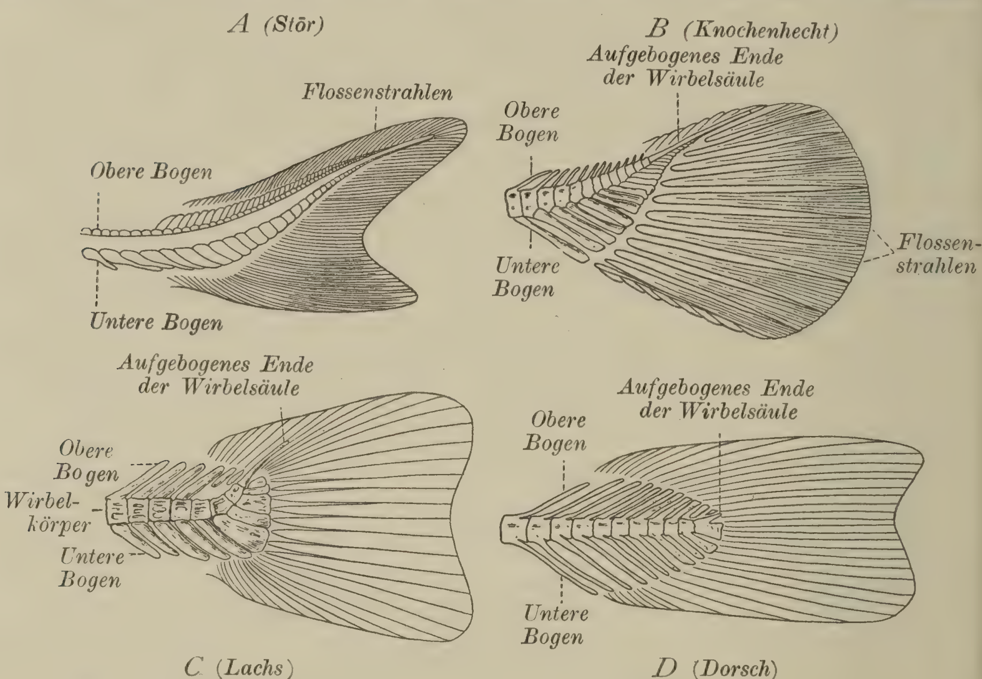


Fig. 15. Ende des Schwanzes verschiedener Fische. *A* Diphycerke Flosse. *B, C, D* Homocerke Flossen (die Flossen erscheinen äußerlich symmetrisch, doch ist in ihrem Inneren das Ende der Wirbelsäule aufwärts gebogen. In *C* ist der aufgebogene Teil der Wirbelsäule noch wohl entwickelt, in *D*, das den gewöhnlichen Zustand der Knochenfische repräsentiert, dagegen sehr klein. Aus Boas.

gewebigen Scheidewänden, die hier die ventrale Längsmuskulatur des Rumpfes in einzelne metamere Abschnitte teilen, und liegen der Wand der Leibeshöhle an (Fig. 16C); die oberen liegen in dem horizontalen Septum, das die dorsale und die ventrale Längsmuskulatur voneinander trennt (Fig. 16A). Die Mehrzahl der Fische besitzt nur untere Rippen, den Haien wie allen tetrapoden Wirbeltieren kommen nur obere zu. Das Vorkommen von Fischformen (z. B. *Polypterus*, Fig. 16B), die beide Arten von Rippen besitzen, beweist besonders klar die Notwendigkeit der gemachten Unterscheidung. Mit den echten Rippen, die dem Innenskelett angehören, haben nichts zu tun die sog. Fleischgräten, die bei Knochenfischen als Sehnenverknöcherungen auftreten, manchmal, wie beim Hering, in besonders großer Anzahl.

Die größte Mannigfaltigkeit bieten in ihrem besonderen Verhalten die oberen Rippen. Anfangs, bei den Haien, nur kurze knorpelige Anhängsel der

Wirbel darstellend, bei den Amphibien noch weiter reduziert, wachsen sie bei fast allen Amnioten im vorderen Rumpfgebiet zu langen gekrümmten Spangen aus, die den Brustraum umgürten und häufig in zwei oder gar drei Stücke gegliedert werden, von denen mindestens das erste, der Wirbelsäule angeschlossene, verknöchert. Ein Teil von ihnen verbindet sich gewöhnlich an der Bauchseite des Körpers mit einem Brustbein: diese werden dann als wahre Rippen den auf sie folgenden falschen, die diese Verbindung nicht erlangen, gegenübergestellt (Fig. 7). Der Mangel eines Brustbeines bei den Schlangen stempelt alle Rippen derselben, die fast die ganze Länge der Wirbelsäule einnehmen, zu

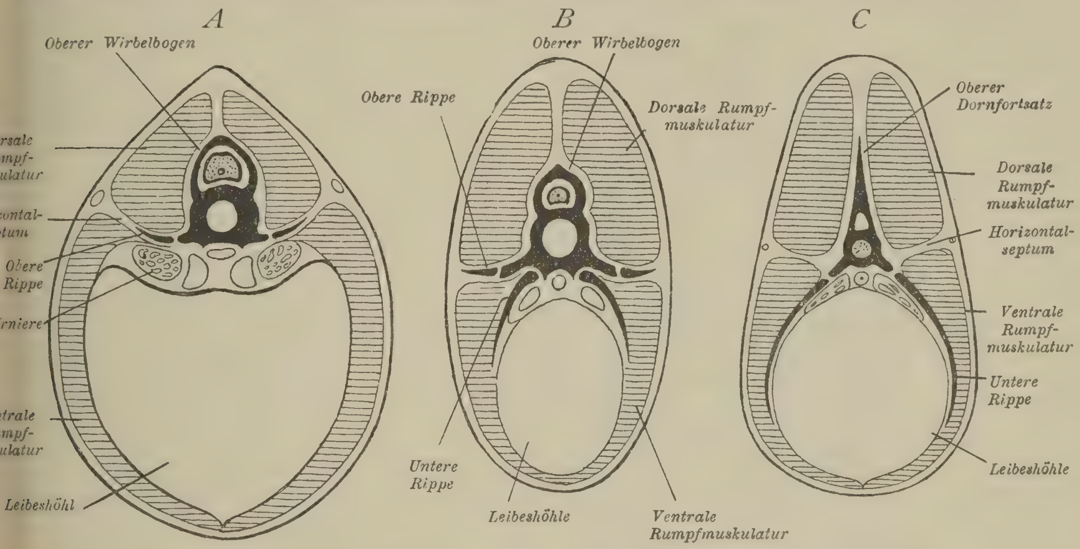


Fig. 16. Schematische Querschnitte, um die Lage der oberen und der unteren Rippen bei den Fischen zu zeigen. Nach GÖPPERT und BÜTSCHLI.

falschen Rippen. Rippen und Brustbein bilden zusammen mit der Brustwirbelsäule den Brustkorb, das Gehäuse, in dem die Lungen und das Herz liegen, und das, durch die Bewegung der Rippen einer Erweiterung und einer Verengerung fähig, die Ansaugung von Luft in die Lungen und die Wiederauspressung derselben, also die Ein- und Ausatmung bewirkt. Aber nicht nur dem Brustteil der Wirbelsäule fügen sich Rippen an, sondern auch dem Hals- und Lendenteil, ja selbst am Aufbau des Kreuzbeins nehmen bei den Säugern Skelettstücke Anteil, die als Rippenrudimente aufgefaßt werden. Hals- und Lendenrippen sind kürzer als die Brustrippen und vielfach fest mit den Wirbeln verschmolzen.

Für das unpaare, in der ventralen Körperwand gelegene Skelettstück, das Brustbein. eben als Brustbein (Sternum) erwähnt wurde, ist die Aufgabe, einer Anzahl Rippen zur Befestigung zu dienen, nicht die einzige; es kommt ihm noch eine zweite zu, nämlich die, eine Anlagerungsstätte für die Schultergürtel beider Seiten zu bilden. In dieser Verwendung findet es sich bereits bei den Amphibien, bei denen Beziehungen zu den — nur sehr kurzen oder ganz fehlenden — Rippen nicht bestehen. Ganz besonders besitzt bei den langschwänzigen Am-

phibien das durch eine breite Knorpelplatte dargestellte Brustbein eine wichtige Bedeutung zur Befestigung der beiderseitigen Schultergürtel (Fig. 18). Diese Funktion geht ihm aber auch bei den Reptilien — unter denen es nur den Schlangen und Schildkröten fehlt — nicht verloren und zeigt sich auch deutlich noch bei den Vögeln, wo das verknöcherte Brustbein, an dessen Seitenrand die Rippen angefügt sind, mit seinen Vorderrändern die beiderseitigen „Coracoide" der Schultergürtel in Rinnen aufnimmt (Fig. 17). Im übrigen ist gerade bei den Vögeln das Brustbein ein sehr wichtiger Knochen, da von ihm der große Brustmuskel entspringt, dem beim Fliegen die Hauptarbeit zufällt. Um für ihn größere Ursprungsflächen zu schaffen, erhebt sich auf dem Brustbein ein hoher Kamm (*Carina*), dessen Anwesenheit die Flugvögel (*Carinaten*) von den Laufvögeln (*Ratiten*), die seiner entbehren, unterscheidet. Unter den Säugern erfüllt das Brustbein nur noch bei den Kloakentieren die Aufgabe, dem Coracoid als Stütze zu dienen; bei allen anderen geht mit der Rückbildung des Coracoids diese Aufgabe verloren, wofür aber ein anderer Knochen des Schultergürtels, das Schlüsselbein, sich das Brustbein als Anlagerungsstätte wählt. In den Fällen, wo das Schlüsselbein fehlt, bleibt dem Brustbein nur die Aufgabe, einer Anzahl von Rippen zur Befestigung zu dienen.

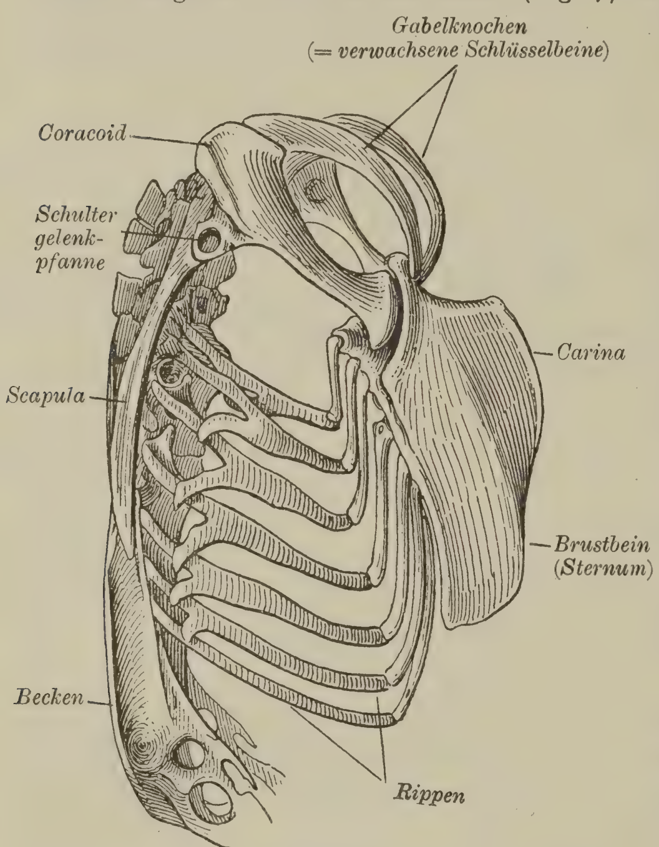


Fig. 17. Brustkorb und Schultergürtel eines Falken, von rechts. Nach Wiedersheim.

Episternum. Dem Brustbein auf seiner Ventralfläche aufgelagert ist, gewissermaßen zur Verstärkung, bei den Reptilien und den Kloakentieren unter den Säugern ein schon bei Stegocephalen vorhandener Deckknochen, der als Episternum bezeichnet wird.

Auch an den Brustkorb knüpfen sich, wie an alle größeren Abschnitte des Skelettes, mancherlei morphologische Fragen, die die Zahl der in ihn eingehenden Rippen, seine Form, die Form des Brustbeines, die Verbindungen der Rippen mit den Wirbeln und vieles andere betreffen. Auf sie einzugehen ist hier unmöglich.

Dagegen seien hier kurz noch gestreift die ganz eigenartigen Verhältnisse bei den Schildkröten. Die Rippen umgürten hier nicht den Brustraum, sondern stellen nach der Seite gerichtete Fortsätze der Wirbel dar, die streckenweise stark verbreitert sind und so die Rippenplatten des Rückenschildes bilden. (Die Unbeweglichkeit der Rippen bedingt denn auch einen ganz eigenartigen Atemmechanismus bei den Schildkröten.) Am Aufbau des Rückenschildes nehmen dann noch die Dornfortsätze der Wirbel teil, die sich zu Wirbelplatten verbreitern. Eine Ergänzung erfahren diese vorn wie hinten durch Platten, die Hautverknöcherungen darstellen. Auch die Randplatten des Rückenschildes wie die Platten des ganzen Brustschildes haben den Charakter von Hautver- Panzer der Schildkröten.

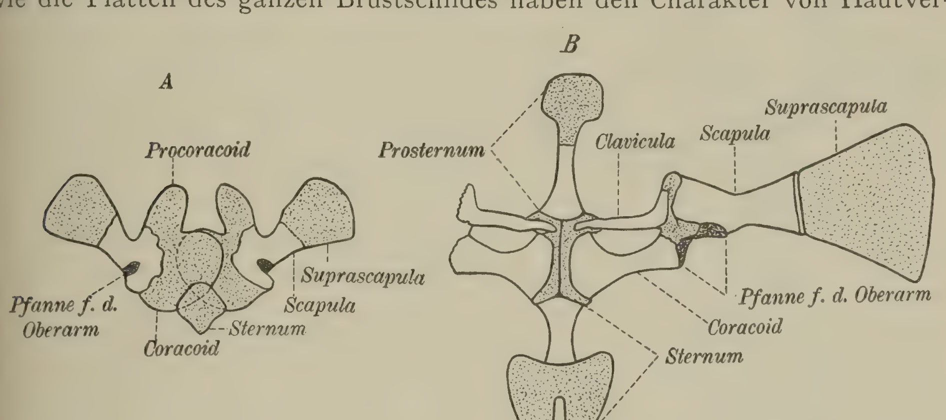


Fig. 18. Brustbein und Schultergürtel von Amphibien. *A* vom Landsalamander, *B* vom Frosch. Von der Bauchseite gesehen. Die scapularen Abschnitte sind ventralwärts in die Fläche umgelegt, der rechte Scapularteil des Froschschultergürtels ist fortgelassen. Nach Boas.

knöcherungen. Auf die Frage nach der Stammesgeschichte des Schildkrötenpanzers kann hier nicht eingegangen werden.

b) Kopfskelett. b) Kopfskelett, Aufgaben.

Die Hartgebilde, die sich im Bereiche des Kopfes finden und als Kopfskelett zusammengefaßt werden, erfüllen verschiedene Aufgaben. Sie dienen zum Schutze nervöser Organe, d. h. des Gehirnes und der Hauptsinnesorgane (des Gehör- und Gleichgewichts-, des Seh- und Geruchsorganes), sie umgürten ferner den Anfang des Nahrungskanales, die Mundhöhle, und treten hier in den Dienst verschiedener spezieller Aufgaben: sie bieten den Zähnen feste Widerlager dar, vermitteln unter dem Einfluß einer oft reich entwickelten Muskulatur eine Öffnung und Schließung des Mundes, vielfach unter Ausbildung ganz besonders sinnreicher Mechanismen zum Ergreifen und Festhalten der Nahrung, sie dienen der Befestigung der Zunge und den Bewegungen dieses Organes und treten auch, ebenfalls in der Umgebung des Nahrungskanales, in den Dienst der Atmung, indem sie bei den kiemenatmenden Wirbeltieren die Kiemenspalten stützen und ihre Öffnung und Schließung regulieren, ja selbst bei den lungenatmenden Amphibien noch dem Boden der als Saug- und Druckpumpe arbeitenden Mundhöhle Festigkeit verleihen. Schließlich aber finden Hartgebilde am Kopfe noch manche spezielle Verwendung und Bedeutung, da der

Kopf der vorderste und exponierteste Teil des Körpers ist. Als solcher hat er bei Wassertieren als Wasserbrecher voranzugehen und kann besondere, diesem Zwecke angepaßte Teile des Kopfskelettes aufweisen; als solcher stellt er ferner für die Ausbildung von Waffen oder von in die Augen fallenden Schmuckteilen, wie von Hörnern, Geweihen, Höckern eine bevorzugte Örtlichkeit dar.

Einteilung. Im Dienste aller der genannten Aufgaben finden wir Hartgebilde am Kopfe, in mehr oder minder reicher und komplizierter Entwickelung. Sie gruppieren sich jenen Aufgaben entsprechend zu einem dorsal gelegenen neuralen Abschnitt, der die Umgebung des Gehirns und der Hauptsinnes-organe bildet, und einem ventral gelegenen visceralen (Eingeweide-) Abschnitt, der die festen Wandungen der Mund- und Kiemenhöhle zu bilden bestimmt ist. Von diesen letzteren Teilen nehmen die hinteren, die ursprünglich im Dienste der Kiemenatmung stehen, bei den Lungenatmern aber als Zungenbein wesent-lich den Bewegungen der Zunge dienen, eine ge-wisse Sonderstellung ein; da sie gewöhnlich nu lose mit dem übrigen Kopfskelett verbunden sind, können sie als gar nicht zu diesem gehörig erscheinen, und unter dem Begriff Schädel faßt daher der gewöhnliche Sprachgebrauch nur den neuralen Teil des Kopfskelettes mit dem vorde-ren, ihm enger angeschlossenen Abschnitt des visceralen Teiles zusammen, nicht aber auch das Kiemenskelett und das aus ihm hervor-gehende Zungenbein.

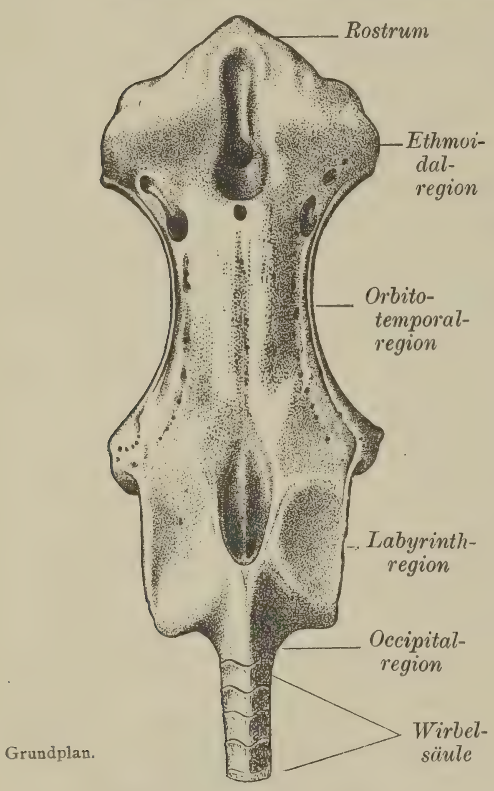


Fig. 19. Schädel von Heptanchus, von oben.

Grundplan. In der speziellen Ausgestaltung bietet wohl kein Abschnitt des ganzen Skelettes eine so große Mannigfaltigkeit dar, wie gerade das Kopf-skelett. Und doch liegt auch diesem ein gemeinsamer, sich immer wiederholender Plan zugrunde, der sofort klar zutage tritt, wenn man die verschiedenen Kopf-skelette in ihren embryonalen Zuständen betrachtet und untereinander vergleicht.

Primordial-schädel. Die primordialen Bestandteile, als Primordialschädel oder Knorpel-schädel zusammengefaßt, bilden bei den Rundmäulern wie bei den Knorpel-flossern zeitlebens allein das Kopfskelett; weder Ersatz- noch Deckknochen treten hier zu ihnen hinzu. Der Grundplan, dem sie in ihrer Anordnung folgen, wird somit bei jenen Formen am leichtesten erkannt. Von den beiden schon genannten Abschnitten bildet der neurale in ausgebildetem Zustande eine in sich zusammenhängende Knorpelkapsel, an der einzelne Regionen unter-schieden werden. Rundmäuler und Haie zeigen hier einen grundsätzlichen Unterschied, dem eine besondere Wichtigkeit für das Verständnis des Kopf-skelettes zukommt: am Knorpelschädel der Rundmäuler sind nur drei solche

Regionen unterscheidbar, die von vorn nach hinten als Nasen-, Augen- und Ohrregion bezeichnet werden, und hinter der letzten folgen bereits die vordersten Wirbelbogen; bei den Selachiern schließt sich aber an die Ohrregion noch eine vierte hinterste Region an, die Hinterhaupt-(Occipital-)region, die nach ihrer Entwickelungsgeschichte und nach dem Verhalten der in ihrem Bereich austretenden Nerven aus der Verschmelzung einer größeren Anzahl von Wirbeln oder, allgemeiner gesprochen, von spinalen Skelettelementen entstanden zu denken ist. Fürbringer hat die drei vordersten Regionen des neuralen Schädels als Palaeocranium (Urschädel) zusammengefaßt und ihm die Hinterhauptregion als Neocranium (Neuschädel) gegenübergestellt. Beide Abschnitte

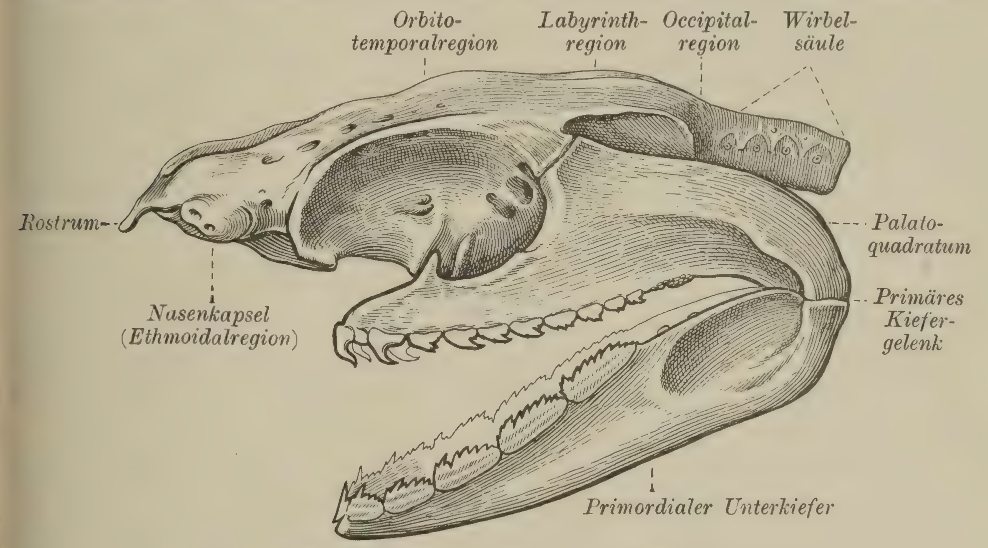


Fig. 20. Neuralschädel und Kieferbogen von Heptanchus, von der Seite.

sind nach dem jetzigen Stande der Kenntnisse als grundsätzlich verschieden zu betrachten: für den Urschädel läßt sich bisher nicht nachweisen, daß er einmal eine Gliederung ähnlich der der Wirbelsäule besaß, und es ist viel wahrscheinlicher, daß er von vornherein als zusammenhängende Knorpelkapsel entstand; dagegen darf der Neuschädel (Wirbelschädel) mit gutem Rechte als eine spätere Zutat zu jenem aufgefaßt werden, als der vorderste Teil der Wirbelsäule, dessen einzelne Skelettelemente untereinander verschmolzen und sich nun als letzter Abschnitt dem Schädel anschlossen. Das Verhalten bei den Rundmäulern redet dieser Auffassung das Wort, insofern als hier ein Zustand des Schädels dauernd ist, der nur dem „Palaeocranium" entspricht. Es geht schon hieraus hervor, daß der Begriff „Schädel" keine konstante Größe bezeichnet, und ein Vergleich der verschiedenen übrigen Knorpelschädel führt weiter zu der Erkenntnis, daß auch bei den Kiefermäulern noch Verschiedenheiten in der Ausdehnung des Schädels bestehen, indem bei den einzelnen offenbar die Zahl der Wirbelsäulen-Elemente, die in den Aufbau der Hinterhauptregion eingehen, verschieden ist. So darf als gut begründet angesehen werden, daß der Schädel der Reptilien, Vögel und Säuger um drei Wirbel länger ist als der der Amphibien,

daß also der erste Wirbel der drei erstgenannten Klassen dem vierten der Amphibien entspricht. Das spricht sich freilich nicht so ohne weiteres etwa in einer tatsächlich verschiedenen „Länge" der Hinterhauptgegend aus, sondern kann nur aus der Entwickelungsgeschichte, aus dem Verhalten der Muskelsegmente, Nerven und Skelettanlagen erschlossen werden.

Die soeben kurz erörterte Erkenntnis ist der letzte Rest, der von der einstmals so berühmten Goethe-Okenschen „Wirbeltheorie des Schädels" übriggeblieben ist. Diese Theorie irrte, indem sie annahm, daß der ganze Schädel ein Komplex von mehreren Wirbeln sei (am häufigsten wurden vier solcher „Schädelwirbel" angenommen); sie irrte ferner darin, daß sie diese Schädelwirbel künstlich zusammensetzte, d. h. gewisse Ersatzknochen und Deckknochen willkürlich als zusammengehörig zu Schädelwirbeln vereinigte, wozu sie durch den weiteren Mißgriff verleitet wurde, daß sie die höchste Ausbildungsform des Schädels, nämlich den Säugetierschädel, zum Ausgang der Betrachtung nahm, aber es bleibt ihr das Verdienst, mit der Aufstellung des Gedankens von dem einheitlichen Aufbau des gesamten Achsenskelettes ungemein anregend auf die Forschung gewirkt und eine Anzahl Arbeiten über den Schädel (ich nenne hier nur Gegenbaurs Werk über den Selachierschädel) hervorgerufen zu haben, die für das Verständnis dieses Skeletteiles grundlegend geworden sind. Und wenigstens für einen Teil des Schädels, die Hinterhauptgegend, hat sich jener Gedanke, wie gezeigt wurde, auch als richtig herausgestellt, wenn auch in anderer Weise, als die Begründer der Wirbeltheorie gemeint hatten.

Kehren wir hiernach zu dem Knorpelschädel zurück und betrachten, indem wir den der Rundmäuler als vielfach ganz einseitig ausgebildet beiseite lassen, den der Selachier noch etwas genauer. Der schematische Grundriß Fig. 21 zeigt, daß der Knorpelschädel einen mittleren Raum umschließt, der sich nach vorn aber nur bis zu der Nasengegend erstreckt: die „Schädelhöhle" im engeren Sinne, die das Gehirn enthält. Dazu kommen einige Nebenräume. In der Ohr-(Labyrinth-)Gegend zeigt der Schädel eine beträchtliche Verbreiterung, weil er hier jederseits eine Ohrkapsel für die Bergung des häutigen Labyrinthes, d. i. des Gleichgewichts- und Gehörorganes, bildet. Davor findet sich, in der Augen-Schläfengegend (Orbitotemporalregion), seitlich neben der Schädelwand eine Nische, die für die Aufnahme des Auges und von Kiefermuskeln bestimmt ist. Vorn erhält sie ihren Abschluß durch die seitliche Verbreiterung der vordersten Schädelgegend, der Nasen- oder Ethmoidalgegend, die zwei durch eine mittlere Scheidewand getrennte Räume zur Aufnahme der Geruchsäcke enthält und daher auch als Nasenkapsel bezeichnet wird. Die Zugänge zu diesen Räumen liegen bei den Haien jederseits an der Unterseite der Kapsel. Ein verschieden gestalteter „Schnabel" (*Rostrum*) springt von der Vorderfläche der Nasenkapsel nach vorn als Wasserbrecher vor. Die Schädelhöhle ist unten, oben, seitlich und vorn knorpelig begrenzt; Öffnungen in den Wandungen leiten die Gehirnnerven aus ihr heraus. Sie sind in die schematische Figur 21 eingetragen. Die oben besprochene Tatsache, daß die Hinterhauptregion auf verschmolzene

Wirbel zurückzuführen ist, spricht sich darin aus, daß die Schädelbasis dieser Gegend embryonal von der Chorda dorsalis durchsetzt wird; diese geht jedoch noch weiter nach vorn und findet ihr vorderstes Ende erst an der Grenze der Ohr- und Augen-Schläfengegend, an einer Stelle des Bodens, die als quere Leiste (Sattellehne) vorspringen kann, und vor der ein sehr merkwürdiger Hirnabschnitt, der später zu besprechende Hirnanhang (die Hypophyse) liegt.

Im Gegensatz zu dem neuralen Teil des Schädels, der keine Gliederung aufweist, besteht der unter ihm gelegene viscerale (Eingeweide-)Abschnitt aus einer Anzahl bogenförmiger Spangen, die den Anfangsteil des Darmrohres umgürten (Fig. 22). Auf einige weniger bedeutende, als Lippenknorpel in die Ober- und Unterlippe eingelagerte Stücke folgen die eigentlichen Schlundbogen, von denen der erste, kräftigste, als Kieferbogen den Mundeingang umgürtet und sowohl auf seinem oberen Stück, dem sog. Palatoquadratum, wie auf seinem unteren Stück, dem primordialen Unterkiefer, Zähne trägt. Beide Stücke sind untereinander in dem primordialen Kiefergelenk beweglich verbunden, im übrigen ist bei den Haien auch der obere Abschnitt nur beweglich dem neuralen Schädel angeschlossen. Auch der zweite oder Zungenbeinbogen besteht aus zwei Stücken, von denen das obere, als Hyomandibula bezeichnet, bei den meisten Haien zugleich zum Tragen des Kieferapparates dient; nur bei den Grauhaien hat es diese Aufgabe nicht, da hier das Palatoquadratum sich selbst mit einem kräftigen Fortsatz an die Ohrkapsel anlegt (Fig. 20). Die folgenden Bogen, meist fünf an der Zahl, sind als Kiemenbogen zwischen den Kiemenspalten gelagert; ein jeder von ihnen gewöhnlich in vier Stücke gegliedert, deren Beweglichkeit eine Erweiterung und Verengerung der Kiemenspalten ermöglicht. Ihren Mittelstücken sitzen außen dünne Knorpelstäbchen („Radien“)

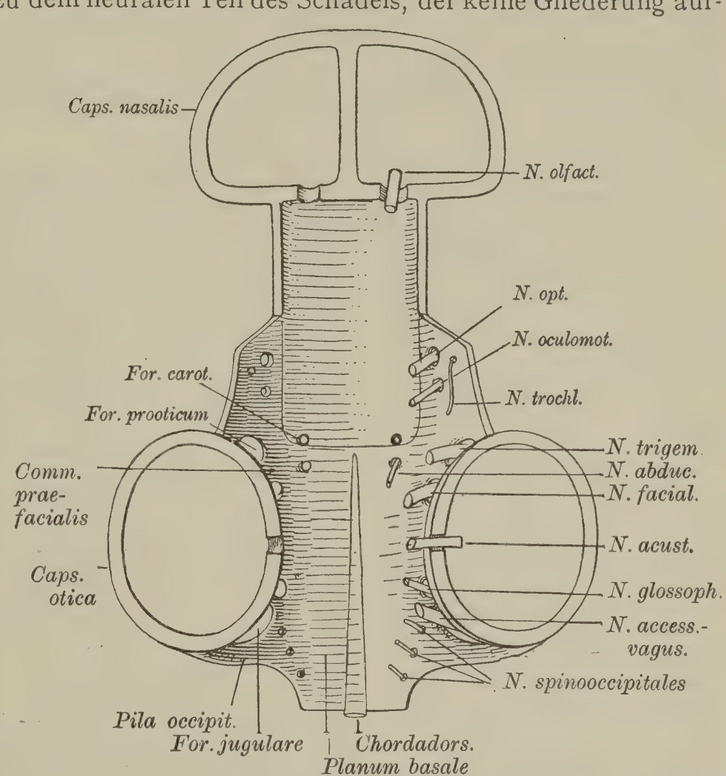


Fig. 21. Schematischer Grundriß eines plattbasischen Primordialcraniums, rechterseits mit den austretenden Gehirnnerven. Nach E. Gaupp.

an, die die Scheidewände zwischen den Kiemenspalten stützen, und in den äußeren Rändern dieser Scheidewände sind vielfach noch besondere Knorpelstückchen als „Extrabranchialia" eingelagert. Die untersten Teilstücke der Kiemenbogen nebst dem des Zungenbeinbogens (dem Ventrohyale) werden schließlich in der ventralen Mittellinie, also am Boden der Schlundhöhle, durch eine Reihe hintereinander gelegener unpaarer Schlußstücke („*Copulae*") vereinigt, deren vorderstes der Zunge zur Stütze dient.

Der Knorpelschädel, der hier in seinem allgemeinen Aufbau geschildert wurde, bildet bei den Knorpelflossern zeitlebens allein das Kopfskelett; er wird auch bei allen über denselben stehenden Wirbeltieren, wenn auch mit manchen

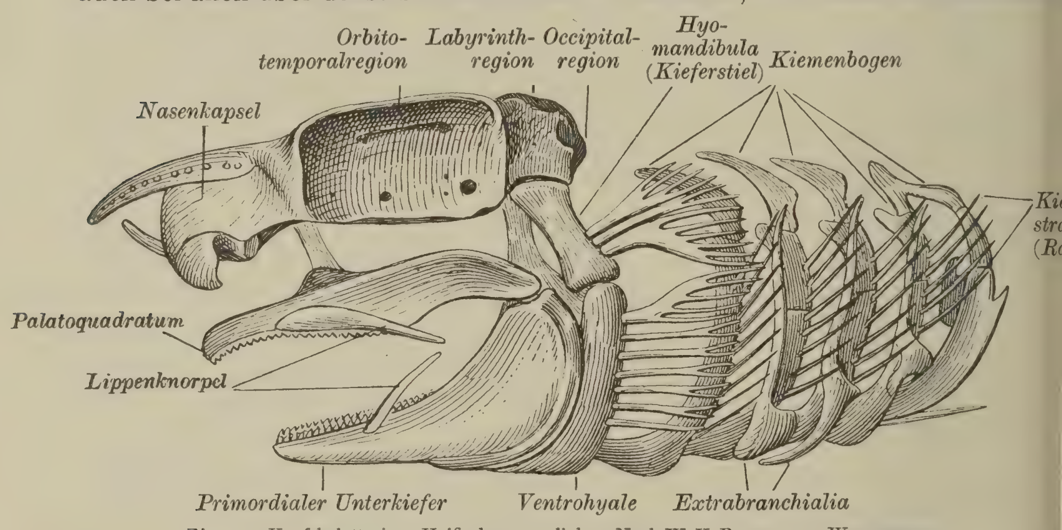


Fig. 22. Kopfskelett eines Haifisches, von links. Nach W. K. PARKER, aus WIEDERSHEIM.

Formbesonderheiten, doch nach dem gleichen Grundplan, immer wieder als Grundlage des Schädels embryonal angelegt, bleibt aber hier nicht allein, sondern erfährt eine Ergänzung durch das Hinzutreten von knöchernen Elementen. Ontogenetisch und phylogenetisch die frühesten sind Deckknochen, die teils an seinem dorsalen und lateralen Umfang, teils in den Wandungen der Mundhöhle ihre Entstehung nehmen und sich dem Knorpelschädel zunächst nur lose auflagern; zu ihnen gesellen sich bald, schon bei den höheren Fischen, Ersatzknochen, die nur bei ihrer ersten Entstehung in der Knorpelhaut dem Knorpel aufliegen, dann aber, während letzterer selbst zugrunde geht, an seine Stelle treten.

Schädelknochen.

Deckknochen.

Von den Deckknochen wird eine erste Gruppe, die auf der Oberfläche und an den Seiten des Knorpelschädels auftritt, zum Teil wenigstens auf Verknöcherungen der Haut zurückgeführt, die allmählich in größere Tiefe rückten und zu dauernden Bestandteilen des Schädels wurden. Bei den Knorpelganoiden zeigen sie sich noch in einem mehr indifferenten Verhalten, mit manchen Varianten in bezug auf Zahl und Form, doch schon bei den Knochenfischen erscheinen gewisse Stücke in bestimmtem Verhalten, das sich dann weiterhin dauernd erhält. Am Dach des Schädels sind ziemlich konstant drei

Paare von Knochen, die, von hinten nach vorn, als Scheitel-, Stirn- und Nasenbeine bezeichnet werden; von ihnen liegen die Scheitel- und Stirnbeine (*Parietalia* und *Frontalia*) im Gebiet der drei hinteren Schädelregionen und übernehmen, wenn unter ihnen die knorpelige Schädeldecke nicht mehr zur Ausbildung kommt, was meist der Fall ist, die Herstellung eines knöchernen Daches der Schädelhöhle, während die Nasenbeine (*Nasalia*) sich dem Dach der Nasenkapsel auflagern. Weniger konstant sind einige Knochen, die jederseits seitlich von den genannten liegen: das *Supratemporale* (seitlich vom Scheitelbein auf der Ohrkapsel); das hintere Stirnbein (*Postfrontale*), das sich hinter dem Auge, ohne erkennbare Beziehung zum Knorpelschädel, dem Stirnbein anschließt; das vordere Stirnbein (*Praefrontale*), vor dem Auge an der Nasenkapsel; und an der letzteren noch das *Septomaxillare* und *Adlacrimale.* Ohne Beziehung zum Knorpelschädel findet sich weiterhin häufig ein Jochbein (*Zygomaticum*), als Verbindungsbrücke zwischen dem Oberkiefer und den Knochen der Schläfengegend (*Supratemporale*, *Squamosum*, *Quadratojugale*). Von den letzteren wurde das *Supratemporale* schon als Deckknochen der Ohrkapsel erwähnt; die beiden anderen, das *Squamosum* und das *Quadratojugale*, sind Deckknochen an der Außenseite des Palatoquadratums, doch kann das Squamosum von hier aus aufwärts an den neuralen

Fig. 23. Schädel eines 47 mm langen Embryo von Lacerta agilis, nach Entfernung der Deckknochen der linken Seite. Nach einem Wachsmodell. Ansicht von der Oberseite.

Schädel rücken. Auch in der Umgebung des hinteren Abschnittes des primordialen Unterkiefers können Deckknochen dieser ersten Gruppe auftreten (*Angulare, Supraangulare, Complementare, Goniale*). Dagegen kommen an den Stücken des Zungenbein-Kiemenbogenskelettes hierher gehörige Deckknochen nur ausnahmsweise zur Ausbildung, so bei den Knochenfischen, wo sich an die Stücke des Zungenbeinbogens ein aus Deckknochen bestehender Kiemendeckelapparat anschließt. Inkonstanter Natur und nur auf bestimmte Wirbeltiergruppen beschränkt sind oberflächlich gelagerte Deckknochenringe um die Augen (bei manchen Knochenfischen und Echsen), oberflächliche Hautverknöcherungen der Schläfengegend (bei manchen Echsen) u. a.

Eine andere, gut abgrenzbare Gruppe von Deckknochen wird seit O. Hertwig (1874) als Zahnknochen aufgefaßt, d. h. als Knochen, die ursprünglich aus einer Verwachsung von Zähnen entstanden sind. Die hierher gehörigen Elemente sind bei niederen Wirbeltieren in oder unter der Mundschleimhaut gelegen und können alle — bei dieser oder jener Form — Zähne tragen, lassen auch vielfach noch — bei Fischen und langschwänzigen Amphibien — entwickelungsgeschichtlich die Entstehung aus einer Verschmelzung von Zahnsockeln erkennen. Oft genug aber zeigen sie eine Emanzipation von den Zähnen: sie entstehen selbständig und verbinden sich erst sekundär mit den ebenfalls selbständig entstandenen Zähnen, ja schließlich können nur die Knochenstücke allein noch zur Entwickelung kommen, die Zähne auf ihnen aber unterdrückt werden. Da bei den Haien kleine Zähnchen in der ganzen Mundhöhle verbreitet sind, so können auch bis tief in dieselbe hinein zahntragende Knochenstücke entstehen; verständlich ist es aber auch, daß dies ganz besonders da der Fall ist, wo knorpelige Skeletteile, die die Mundhöhle begrenzen, für solche Zahnknochen ein festes Widerlager bildeten. Als breiteste Anlagerungsstätte bot sich da zunächst am Mundhöhlendach die Schädelbasis dar, an der denn auch ein ausgedehnter, auf Zahnverwachsung zurückzuführender Knochen zur Entstehung kommt: das *Parasphenoid* (Nebenkeilbein). Aus der Verwachsung der großen Kieferzähne, die bei den Haien dem Palatoquadratum aufsitzen, gehen mindestens zwei zahntragende Knochenplatten hervor: eine hintere, das *Pterygoid* (Flügelbein) und eine vordere, das *Palatinum* (Gaumenbein). Vielleicht entstand auch das Pflugscharbein (der *Vomer*) als drittes, vorderstes Stück erstmalig auf dem Palatoquadratum, doch bot ihm vielleicht der Boden der Nasenkapsel, an dem es sich tatsächlich gewöhnlich findet, auch schon die erste Anlagerungsstätte dar. Jedenfalls kam also hier am Dach der Mundhöhle jederseits ein aus Vomer, Palatinum, Pterygoid zusammengesetzter Bogen zahntragender Knochen zustande, der nun aber, und das ist wichtig genug, niemals mehr da liegt, wo man ihn erwarten sollte, d. h. am Eingang zur Mundhöhle, sondern stets mehr in der Tiefe derselben. Es bildet sich nämlich vor ihm ein zweiter, vorderer oder äußerer Zahnbogen, bestehend aus zwei hintereinander gelegenen Zahnknochen, einem vorderen Zwischenkiefer (*Praemaxillare*) und einem hinteren Oberkiefer (*Maxilla*). Vielleicht bot diesen der obere Lippenknorpel, wie ein solcher bei Haien besteht,

bei den übrigen Fischen aber nebst dem unteren Lippenknorpel bald verschwindet, die erste Anlagerungsstätte dar, vielleicht aber entstanden sie auch von vornherein an der Nasenkapsel, der sie sich tatsächlich bei den meisten Wirbeltieren anlegen und an der sie besonderen Halt gewinnen, indem sich ihren zahntragenden Abschnitten aufsteigende, wohl dem Integument entstammende Teile anschließen und sich auf die Außenfläche der Nasenkapsel heraufschieben. So erkennen wir, daß der aus Zwischen- und Oberkiefer gebildete obere Begrenzungsrand der Mundhöhle, wie er bei den meisten Wirbeltieren besteht, nicht dem Mundrand der Selachier entspricht, der von dem Palatoquadratum hergestellt wird, sondern *vor* diesem liegt: der Mundeingang ist bei den über den Selachiern stehenden Formen sozusagen nach vorn verschoben worden. Entsprechend den Verhältnissen am Dach der Mundhöhle kommen

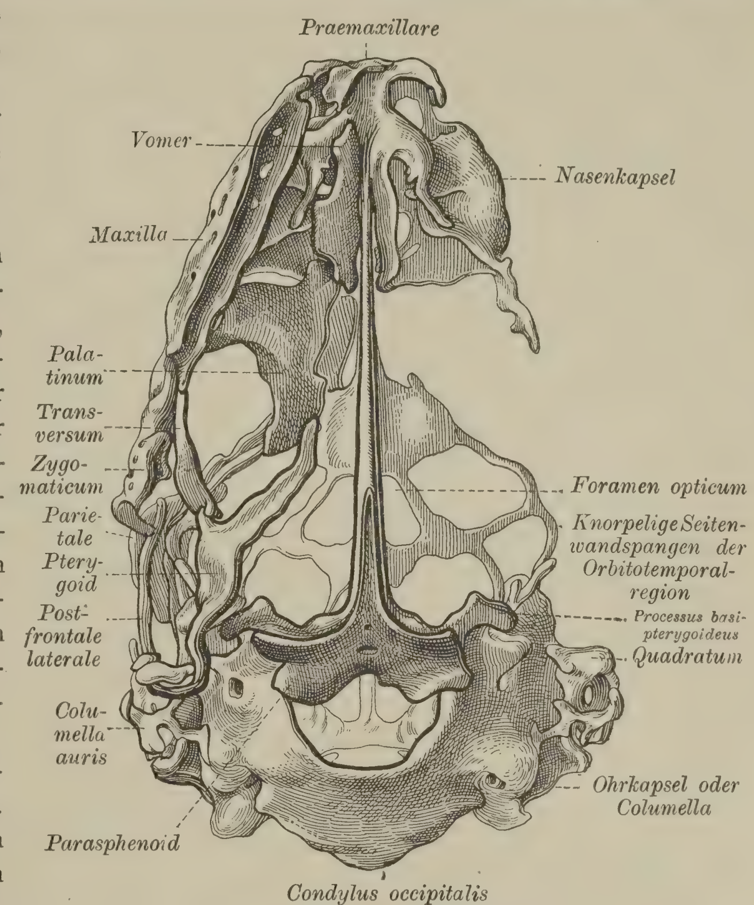


Fig. 24. Derselbe Schädel wie Fig. 23, Ansicht von der Unterseite.

auch am primordialen Unterkiefer zwei Bogen zahntragender Knochen zur Ausbildung, ein äußerer, hergestellt durch das *Dentale*, und ein innerer, durch das *Spleniale* gebildeter. Endlich aber können auch auf den verschiedensten Teilen des Zungenbein- und Kiemenbogenskelettes zahntragende Knochen entstehen, so daß bei manchen Knochenfischen die ganze Mundhöhle von zahntragenden Knochenplatten umgeben ist, von Zähnen geradezu starrt.

Die zweite große Gruppe von Knochen, die bei den über den Selachiern stehenden Wirbeltieren am Schädel auftreten, sind die Ersatzknochen, deren Wesen darin besteht, daß sie sich nicht auf eine bloße Bedeckung des Knorpelschädels beschränken, sondern einzelne Bezirke desselben ersetzen, nachdem Ersatzknochen

hier der Knorpel selbst zugrunde gegangen. So wird der neurale Schädel, der auf dem Knorpelstadium eine ungegliederte einheitliche Kapsel darstellt, in einzelne knöcherne Territorien zerlegt, aber diese Gliederung ist, wie nun ersichtlich, ein sekundärer Vorgang, und damit verbietet sich jeder Vergleich der so entstehenden einzelnen Stücke etwa mit ,,Wirbeln" oder mit Teilen von solchen, wie ihn die alte ,,Wirbeltheorie" durchführen wollte. Doch läßt sich eine Gruppierung der Ersatzknochen des neuralen Schädels vornehmen nach den Gegenden, in denen sie auftreten, und es lassen sich demnach unterscheiden: *Occipitalia* (Hinterhauptbeine), die die Occipitalgegend okkupieren und meist in der Vierzahl, als je ein oberes und unteres und zwei seitliche, vorhanden sind; *Otica* (Ohrknochen), die die Ohrkapsel jeder Seite in knöcherne Stücke zerlegen, an Zahl nicht konstant sind und häufig untereinander zu einem einheitlichen Felsenbein (Petrosum) verschmelzen; *Sphenoidalia* (Keilbeine), die Verknöcherungsgebiete der Augen-Schläfengegend, als basale und laterale unterscheidbar; endlich *Ethmoidalia* (Siebbeine), die Ersatzknochen der Nasenkapsel, die ebenfalls in der Mehrzahl auftreten können. Im Gebiet des Kieferbogens verknöchern, oft schon bei den Fischen und Amphibien, und ganz regelmäßig bei den Amnioten, die Gelenkteile des Palatoquadratums und des primordialen Unterkiefers, jener als Quadratbein (*Quadratum*), dieser als Gelenkbein (*Articulare*), und endlich kann der Verknöcherungsprozeß auch die Teile des Zungenbein-Kiemenbogenskelettes in größter Ausdehnung ergreifen.

Der Ersatz des Knorpelschädels durch Ersatzknochen geht bei den einzelnen Wirbeltieren verschieden weit, und dementsprechend werden verschieden große Bezirke des ersteren auch unverändert in den erwachsenen Schädel übernommen. Der Schädel der Störe und anderer Ganoiden, vieler Knochenfische und Amphibien besteht auch im erwachsenen Zustand noch zu einem sehr großen Teil aus Knorpel und auch an der Zusammensetzung des Schädels mancher Reptilien nimmt Knorpel noch einen großen Anteil, ja selbst bei Vögeln und Säugern, wo der Ersatz des Knorpelschädels durch knöcherne Territorien am vollständigsten ist, bleibt die Nasenkapsel wenigstens zum Teil knorpelig. Beim Menschen sind die Knorpel der äußeren Nase Reste des Knorpelschädels. Einen Schädel, der nur aus Knochen bestände, ohne knorpelige Teile, dürfte es wohl überhaupt nicht geben. Aber allerdings tritt die Bedeutung derselben im großen und ganzen immer mehr zurück, je höher wir in der Wirbeltierreihe aufsteigen, und zwar ist das nicht nur dahin zu verstehen, daß immer ausgedehntere Teile des embryonalen Knorpelschädels durch Knochen verdrängt werden, sondern auch dahin, daß derselbe von vornherein nicht mehr in der Vollständigkeit angelegt wird, wie bei den Selachiern. Namentlich die Decke und die Seitenwände werden lückenhaft und schwinden oft ganz, und es sind vor allem die basalen Teile, die noch zur Anlage gelangen, während an den Seiten und an der Decke Deckknochen den Abschluß der Schädelhöhle übernehmen. So besonders bei den Säugern einschließlich des Menschen. In dieser allmählichen Reduktion des Knorpelschädels prägt sich die größere Wertigkeit der knöchernen Skeletteile gegenüber den knorpeligen aus; sie schließt übrigens

nicht aus, daß nicht auch gelegentlich bei einer höheren Form wieder eine Vermehrung der knorpeligen Teile erfolgt.

Die Bestandteile des ausgebildeten Schädels; Verwachsungen, Homologien, Funktionswechsel.

Unverknöchert bleibende Teile des Knorpelschädels, Ersatzknochen und Deckknochen sind die Bestandteile, die den Schädel aller über den Selachiern stehenden Wirbeltiere zusammensetzen. Die vergleichende Betrachtung hat sie alle gesondert zu betrachten an der Hand der Entwickelungsgeschichte. Diese hat die Zugehörigkeit der verschiedenen Knochenstücke zu einer der beiden Hauptkategorien festzustellen, wie auch etwaige Verwachsungen verschiedener Elemente nachzuweisen. Denn solche sind häufig genug, und am erwachsenen menschlichen Schädel z. B. gibt es mehrere ,,Knochen", die tatsächlich Knochen-Komplexe darstellen, Verwachsungsprodukte aus verschiedenen und auch verschiedenwertigen Teilstücken, wie denn das Schläfenbein des Menschen aus einer ganzen Anzahl von Bestandteilen zusammengesetzt ist: aus den Ersatzknochen der Ohrkapsel und ihrer Umgebung, dem verknöcherten oberen Ende des Zungenbeinbogens und zwei Deckknochen, dem Schuppenbein und dem Paukenbein, welch letzteres wahrscheinlich auf einen früheren Unterkiefer-Deckknochen zurückzuführen ist. Diese letztere Angabe eröffnet zugleich einen Blick auf ein großes und schwieriges Gebiet der vergleichenden Schädelforschung: die Feststellung der bei den einzelnen Formen einander entsprechenden (homologen) Knochenstücke, eine Aufgabe, die erschwert wird durch die Tatsache, daß auch die Kopfknochen einen Wechsel ihrer speziellen Verwendung erleiden können. Die Feststellung der Homologien ist die Vorbedingung für eine vergleichende Betrachtung der Veränderungen, die der Gesamtschädel in Anpassung an die ihm obliegenden Aufgaben, in Abhängigkeit von den Organen, in deren Dienst er steht, durchmacht. Wie beträchtlich dieselben sind, lehrt das ganz verschiedene Aussehen, das die einzelnen Schädel, etwa der eines Knochenfisches, eines Frosches, Vogels und Säugers, darbieten. Die Entwickelungsgeschichte analysiert diese Verschiedenheiten und macht sie verständlich, indem sie sie zurückführt auf die Veränderungen der einzelnen Teile. Es zeigt sich dabei, daß die Verschiedenheiten des Gesamtschädels in viel höherem Maße auf Rechnung des Eingeweideteiles des Schädels kommen, als auf solche des neuralen Abschnittes. Von jenem befreit, erscheint der letztere sofort viel verständlicher und läßt den oben geschilderten Grundplan leicht erkennen, ganz besonders wenn man ihn betrachtet, solange er sich noch auf der Höhe des Knorpelstadiums befindet, und Ersatzknochen noch nicht an ihm aufgetreten sind.

Besonderheiten des neuralen Schädels.

Von den Hauptunterschieden, die an dem neuralen Schädel festzustellen sind, wurden zwei, die Hinterhauptregion betreffende, schon genannt: die Verschiedenheit dieser Region hinsichtlich der Zahl der Wirbel, die in ihren Aufbau eingehen, sowie die verschiedene Art der Gelenkung mit der Wirbelsäule (S. 428). Ein weiterer, scheinbar unbedeutender, tatsächlich aber sehr bedeutungsvoller betrifft die Ohrkapseln: bei allen landlebenden Wirbeltieren, von den Amphibien an, sind dieselben nicht mehr wie bei den Fischen nach außen völlig geschlossen, sondern besitzen eine kleine Öffnung, das Vorhofsfenster,

das durch das innere Ende eines kleinen Stäbchens, der Ohrcolumella, verschlossen wird und so die Übertragung von Schallwellen durch jenes Stäbchen auf das in der Ohrkapsel eingeschlossene Gehörlabyrinth gestattet. Auffallender ist ein Unterschied, den die Augengegend zeigen kann: anstatt des in Fig. 21 dargestellten Verhaltens trifft man sehr häufig ein anderes, dadurch ausgezeichnet, daß durch die großen und tief gelagerten Augen die Schädelhöhle zwischen ihnen auf einen engen oben vom Stirnbein geschlossenen Kanal reduziert und auf den oberen Rand einer mittleren unpaaren Scheidewand (des Septum interorbitale) verlagert wird. Schon unter den Fischen ist das nicht selten, es ist ferner eine Eigenheit aller Reptilien und Vögel, und auch beim

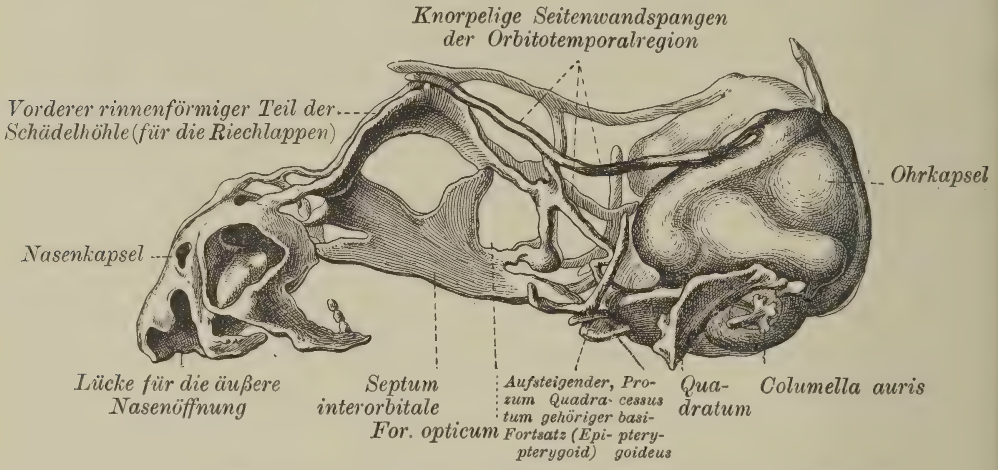


Fig. 25. Knorpelschädel eines 31 mm langen Embryo von Lacerta agilis, von der linken Seite. Nach einem Wachsmodell.

Säugerschädel ist es noch als Hinweis auf die Reptilien-Abstammung der Säuger deutlich erkennbar. Sehr viele Formbesonderheiten zeigt ferner im Gebiet des neuralen Schädels die Nasenkapsel, in Anpassung an die fortschreitende Entwickelung des Geruchsorganes. Da ist zunächst zu nennen das Verhalten ihrer Öffnungen. Während bei den Haien der Zugang zu dem Inneren der Nasenkapsel jederseits an der Unterseite des Kopfes liegt, rückt er bei Ganoiden und Knochenfischen an die Oberseite desselben, und bei allen luftatmenden Wirbeltieren, von den Amphibien an, erhält der Raum jeder Seite sogar zwei Öffnungen, eine äußere, die an der Oberfläche des Kopfes liegt, und eine innere, die in die Mundhöhle führt. Damit wird die Nasenhöhle in den Dienst der Luftatmung gestellt: die Luft kann nun durch den Raum der Nasenhöhle hindurch in die Mundhöhle geleitet werden. Daran knüpft eine andere Veränderung an: die Bildung eines neuen Daches der Mundhöhle oder des sekundären Gaumens durch Deckknochen der Mundhöhle, die wir noch zu betrachten haben werden. Von den vielen Umbildungen im Inneren der Nasenkapsel verdient besonders das Auftreten von Nasenmuscheln genannt zu werden, Vorsprüngen der Kapselwand, die Schleimhauterhebungen zur Stütze dienen. Auch auf sie wird noch zurückzukommen sein.

Die meisten Besonderheiten von allen Neuralschädeln zeigt wohl der der Säuger. Die starke Entwickelung, die hier das Gehirn erfährt, führt zu einer Umgestaltung des Schädels, die die Schaffung eines größeren Raumes für dasselbe zum Ziele hat. Sie vollzieht sich in der Weise, daß die alten Wände der Schädelhöhle in der Ohrgegend an die Basis niedergelegt, in der Augen-Schläfengegend überhaupt unterdrückt, und Räume zu der Schädelhöhle hinzugezogen werden, die ihr früher nicht angehörten. So lehrt die Betrachtung des Säugerschädels die bemerkenswerte Tatsache kennen, daß die „Schädelhöhle" keine konstante Größe in der Wirbeltierreihe ist.

Besonderheiten des Eingeweideteiles des Schädels.

Eine viel größere Mannigfaltigkeit beherrscht den Eingeweideteil des Schädels, eine Tatsache, die nicht überraschen kann, wenn man bedenkt, daß

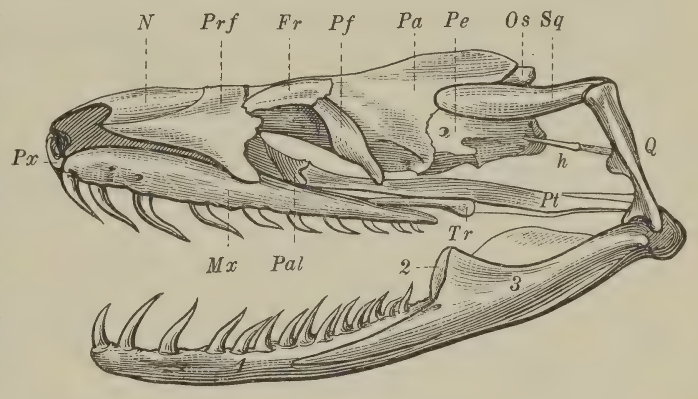


Fig. 26. Linke Hälfte des Schädels von Boa constrictor, von der Seite (und etwas von oben) gesehen. *Fr* Frontale (Stirnbein), *h* Hörknöchelchen, *Mx* Maxilla (Oberkieferbein), *N* Nasale (Nasenbein), *Os* Occipitale superius (Supraoccipitale, oberes Hinterhauptsbein), *Pa* Parietale (Scheitelbein), *Pal* Palatinum (Gaumenbein), *Pe* Petrosum (Felsenbein), *Pf* Postfrontale (hinteres Stirnbein), *Prf* Praefrontale (vorderes Stirnbein), *Pt* Pterygoid (Flügelbein), *Px* Praemaxillare (Zwischenkieferbein), *Q* Quadratum, *Sq* Squamosum (Schuppenbein), *Tr* Transversum. *1, 2, 3* Unterkieferknochen (*1* Dentale, *2* Complementare, *3* ein aus mehreren Stücken verschmolzener „Großknochen"). Nach Boas.

gerade die Aufgaben, die dieser Teil übernimmt, Nahrungsaufnahme und Atmung, sich unter den verschiedensten Bedingungen vollziehen. Sehr verschieden ist da zunächst die Art, wie der Kieferapparat mit dem neuralen Schädel verbunden wird. Als ursprüngliches Verhalten ist zu betrachten, daß der Aufhängeapparat des Unterkiefers, das Palatoquadratum, beweglich dem neuralen Schädel angefügt ist, mag es sich, wie bei den Grauhaien (Fig. 20) nur durch eigene Fortsätze mit jenem verbinden, oder mag dabei das obere Stück des Zungenbeinbogens als Kieferstiel (Hyomandibula) Verwendung finden (Fig. 22). Letzteres ist der Fall bei weitaus den meisten Fischen (Selachiern, Ganoiden, Knochenfischen). Doch schon unter den Fischen kann das ursprüngliche Verhalten einem anderen Platz machen: bei den Chimaeren und den Doppelatmern verwächst das Palatoquadratum fest mit dem neuralen Schädel. Auch für die landlebenden Wirbeltiere hat bewegliche Verbindung des Palatoquadratums am neuralen Schädel als Ausgangszustand zu gelten und findet sich bei manchen Amphibien, sehr vielen Reptilien sowie allen Vögeln (Fig. 26). Im einzelnen gestalten sich die dadurch ermöglichten Bewegungen sehr verschieden, nicht nur in bezug auf ihre Ausgiebigkeit, sondern auch in bezug auf ihre Art und Wirkung; in letzterer Hinsicht kommt in Betracht, daß die Bewegung des Quadratums stets auch auf andere Teile übertragen wird, vor allen Dingen auf den von Flügel- und Gaumenbein gebildeten Knochenbogen, und weiterhin auf den

Oberkiefer. Echsen, Schlangen, Vögel zeigen ganz verschiedene, außerordentlich interessante Bewegungen im Gebiete des Oberschädels. Als abgeänderter Zustand ist es demgegenüber zu betrachten, wenn das Quadratum ganz fest und unbeweglich mit dem neuralen Schädel verbunden wird, wie es bei sehr vielen Amphibien, bei den Schildkröten und Krokodilen der Fall ist (Fig. 27). Die Kieferbewegungen sind alsdann beschränkt auf Bewegungen des Unterkiefers im Kiefergelenk.

Die allermerkwürdigste Entwickelung schlägt aber der Kieferapparat bei den Säugern ein (Fig. 28). Sie führt dazu, daß der ganze hintere Abschnitt des Unterkiefers, wie er bei den Reptilien besteht, zusammen mit dem Quadratum

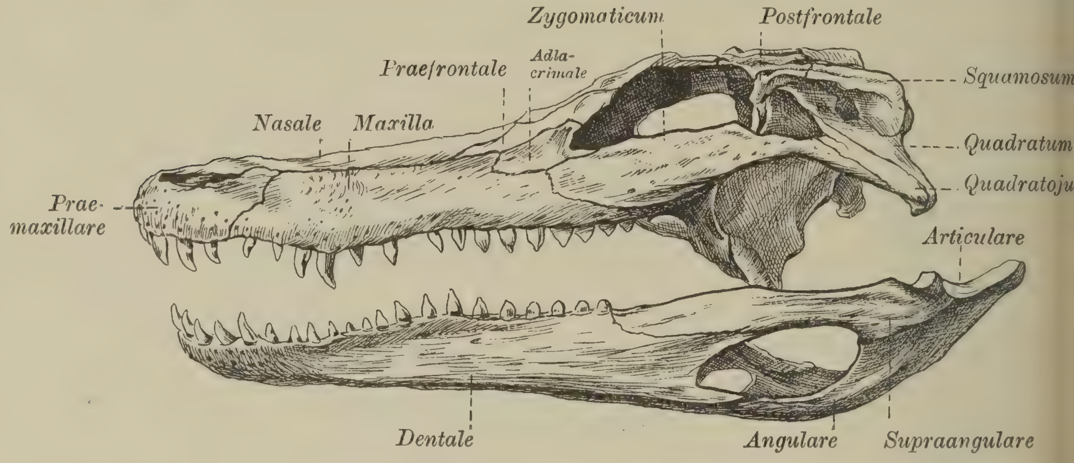


Fig. 27. Schädel vom Alligator. Nach Schimkewitsch.

aus der Zusammensetzung des Kieferapparates ausgeschaltet und einer neuen Bestimmung dienstbar gemacht wird: der Zuleitung der Schallwellen zu dem Gehörorgan. Aus dem Quadratum, das bis herauf zu den Vögeln den Unterkiefer trägt, geht bei den Säugern ein Gehörknöchelchen, der Amboß, hervor; ein zweites Gehörknöchelchen, der Hammer, wird gebildet aus dem früheren Gelenkbein des Unterkiefers (dem Articulare) nebst einem der früheren Deckknochen des Unterkiefers (dem Goniale), und aus einem weiteren der alten Unterkiefer-Deckknochen, dem Winkelbein oder Angulare, geht bei den Säugern das Paukenbein (Tympanicum) hervor, das Ring- oder Röhrenform annimmt und einen Rahmen bildet, in dem sich das Trommelfell ausspannt. In das letztere fügt sich der Hammer ein, der die Schwingungen des Trommelfelles dem Amboß übergibt, von dem sie schließlich auf ein drittes Gehörknöchelchen, den Steigbügel, übertragen werden. Dieser, der wahrscheinlich aus dem früheren Kieferstiel (der Hyomandibula) hervorgeht, und als innerer Abschnitt des Gehörknöchelchens schon bei Reptilien vorhanden ist, verschließt mit seiner Fußplatte das Vorhofsfenster der Ohrkapsel und vermag so die Schwingungen des Trommelfells schließlich dem häutigen Labyrinth mitzuteilen, das in der Ohrkapsel eingeschlossen ist. So haben wir hier in der Geschichte der Gehörknöchelchen der Säuger einen höchst merkwürdigen Fall von Funktions-

wechsel, vielleicht den merkwürdigsten aus dem ganzen Bereiche der Wirbeltier-Morphologie: Skeletteile, die früher wichtige Glieder des Kieferapparates bildeten, sind bei den Säugern diesem entfremdet und in ganz neue Verwendung übergeführt worden. Der Unterkiefer der Säuger entspricht somit nicht mehr dem ganzen Unterkiefer der Nichtsäuger, sondern nur der vorderen, zahntragenden Hälfte desselben, ja wohl nur dem äußeren Knochen derselben, dem Dentale, und dieses ist nun genötigt, seinerseits eine Verbindung mit dem neuralen Schädel zu gewinnen, ein neues Kiefergelenk zu bilden, nachdem das alte zum Hammer-Amboß-gelenk geworden ist. Das Dentale entwickelt zu diesem Zweck einen aufsteigenden Fortsatz, der sich an die Unterfläche des Schuppenbeins anlegt und mit dieser ein Gelenk bildet. Dieses „sekundäre“ Kiefergelenk der Säuger, das nichts mit dem „primären“ Kiefergelenk der Nichtsäuger zu tun hat, sondern vor diesem neu entstanden ist, bildet vielleicht das wichtigste morphologische Merkmal, das die Säuger charakterisiert.

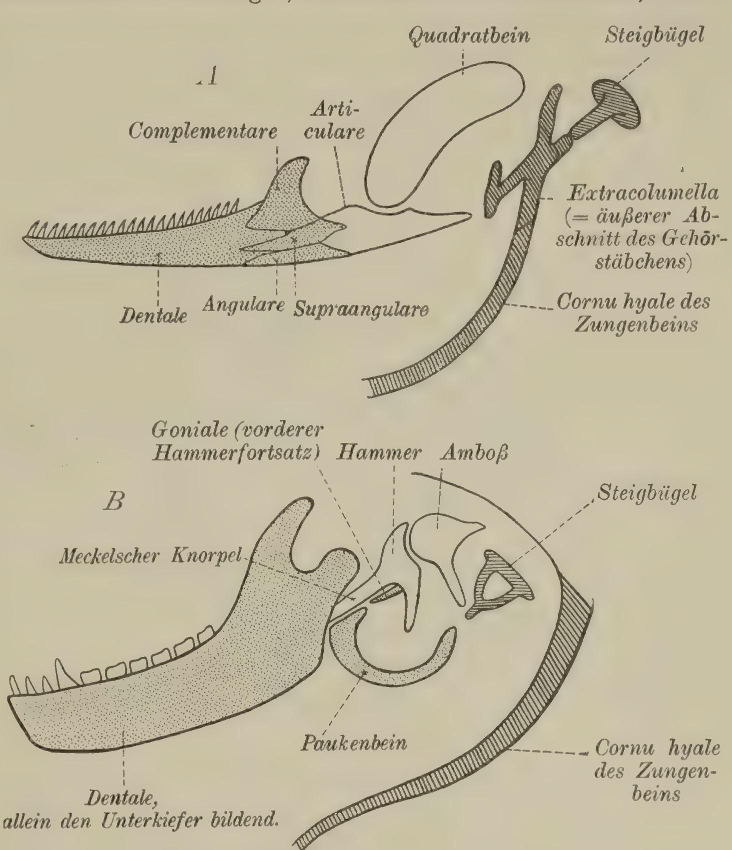


Fig. 28. Schematische Darstellung des Verhaltens des Kiefer- und schalleitenden Apparates, *A* bei Saurierembryonen, *B* bei Säugerembryonen. Primordiale Teile des Kieferbogens weiß, Deckknochen des Meckelschen Knorpels punktiert, Steigbügel quer schraffiert, Ventrohyale (ventraler Teil der Skelettspange des Zungenbeinbogens) schräg schraffiert. Von dem Ventrohyale gliedert sich bei Sauropsiden der obere Abschnitt als Extracolumella ab; bei den Säugern verbindet sich das obere Ende des Ventrohyale mit der Ohrkapsel. Nach E. Gaupp.

Im Anschluß an das verschiedene Verhalten des Kieferapparates sind aus der an Einzelproblemen überreichen Morphologie des Schädels endlich noch zwei Fragen kurz zu streifen: das Verhalten der Deckknochen der Schläfengegend und die Gaumenbildung. Auf Grund des ersteren lassen sich bei den Tetrapoden dreierlei verschiedene Zustände unterscheiden. In dem ersteren sind die Deckknochen breite Platten, die so aneinanderschließen, daß sie über Schläfengegend. Gaumenbildung.

der Schläfengegend eine zusammenhängende Knochendecke bilden; in dem zweiten stellen sie dünnere Spangen dar und bilden einen oder zwei Joch- oder Schläfenbogen, die die Schläfengegend überbrücken; in dem dritten erscheint die Schläfengegend überhaupt von Deckknochen entblößt, da die letzteren teils geschwunden, teils an anderer Stelle verlagert sind. Der erste Zustand ist namentlich bei den ausgestorbenen Stegocephalen und bei vielen ausgestorbenen Reptiliengruppen festzustellen und hat wohl den Ausgang für die Entstehung der beiden anderen abgegeben, womit nicht gesagt sein soll, daß nicht in manchen Fällen auch eine Wiederverbreiterung von

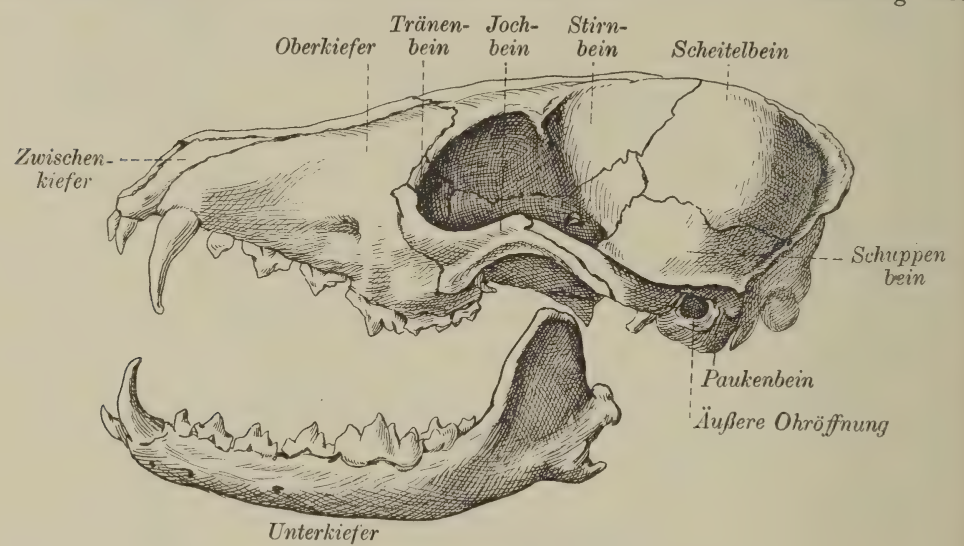


Fig. 29. Schädel vom Fuchs, von der Seite. Nach SCHIMKEWITSCH.

Schläfenbogen stattgefunden und sekundär wieder zur Bildung eines zusammenhängenden Schläfendaches geführt habe. Gerade diese Verhältnisse sind neuerdings viel behandelt, aber wohl auch in ihrer Bedeutung, namentlich in systematischer und allgemein stammesgeschichtlicher Hinsicht manchmal überschätzt worden.

Größere Wichtigkeit kommt der zweiten oben genannten Frage, der Gaumenbildung, zu. Dieser Vorgang knüpft an an das Eintreten der Nasenhöhle in den Dienst der Atmung bei den luftatmenden Wirbeltieren und bedeutet die Schaffung eines neuen Mundhöhlendaches, durch das ein Raum der Mundhöhle von dieser abgetrennt und zur Vergrößerung der Nasenhöhle verwendet wird. Genauer ist darauf in dem Abschnitt über die Mundhöhle eingegangen. An der Bildung jenes Daches nehmen Knochen der Mundhöhle teil, vor allem der Oberkiefer und das Gaumenbein, indem dieselben horizontale Gaumenplatten nach innen entsenden, die sich mit denen der anderen Seite in der Mittellinie vereinigen. So ist es die Regel bei den Säugern; bei den Krokodilen beteiligt sich in gleicher Weise auch das Flügelbein an der Bildung des Gaumens, der dadurch eine ganz besonders große Ausdehnung in der Richtung nach hinten hin erlangt. Unter den übrigen Reptilien finden sich verschiedene

Ansätze zur Bildung eines sekundären Gaumens, bei den Amphibien sind dieselben in noch primitiverem Verhalten zu beobachten oder fehlen ganz.

Zungenbein- und Kiemenbogen-Skelett.

Es bleibt uns zum Schluß noch übrig, einen Blick auf die Veränderungen zu werfen, die das Zungenbein- und Kiemenbogen-Skelett in der Wirbeltierreihe durchmacht. Es sind das einerseits Reduktionen, andererseits Anpassungen an neue Verwendungen. Bei den Fischen bewahrt jenes Skelett im allgemeinen das gleiche Verhalten wie bei den Haien, nur daß bei Ganoiden, Knochenfischen und Dipnoërn eine mehr oder minder vollständige Verknöcherung der einzelnen Stücke erfolgt; von den Amphibien an aber treten bemerkenswerte Umwandlungen ein, die durch das Aufgeben der Kiemenatmung bedingt sind. Der hinterste (fünfte) Bogen, der schon bei den Fischen Rückbildungserscheinungen aufweist, fehlt als Kiemenbogen bei den Amphibien, doch besteht guter Grund zu der Annahme, daß er in dem Knorpelstück zu sehen ist, das hier als Seitenknorpel den Kehlkopfeingang stützt und so das erste Kehlkopfgerüst darstellt, das dann bis herauf zu den Säugern mannigfache Weiterbildungen durchmacht. Die übrigen Kiemenbogen aber werden nach Aufgabe des Wasserlebens unter Vereinfachung ihrer Gliederung mit dem Zungenbeinbogen zu einem neuen Apparat zusammengearbeitet, dem Zungenbein, das vor allem die Zunge zu tragen hat und oft genug auch an den Bewegungen derselben einen wesentlichen Anteil nimmt oder gar diese allein bedingt. Das Zungenbein der landlebenden Wirbeltiere ist also nicht ein einfaches Skelettstück, sondern ein Skelettkomplex, bestehend aus dem eigentlichen Zungenbeinbogen und aus verschiedenen Kiemenbogen. Seine Zusammensetzung im besonderen ist sehr variabel, namentlich in bezug auf die Zahl der Bogen, die in seinen Aufbau eingehen und die Hörner des Zungenbeines bilden, während aus den unpaaren Verbindungsstücken (*Copulae*) der Körper desselben hervorgeht. Auch das dem eigentlichen Zungenbeinbogen entsprechende vorderste Horn kann schwinden. Bei den Säugern erfährt dieser Zungenbeinapparat eine weitere Minderung seines Bestandes, indem die zweite und dritte Kiemenbogenspange aus seiner Zusammensetzung ausscheiden und durch Verschmelzung ein ganz neues Gebilde entstehen

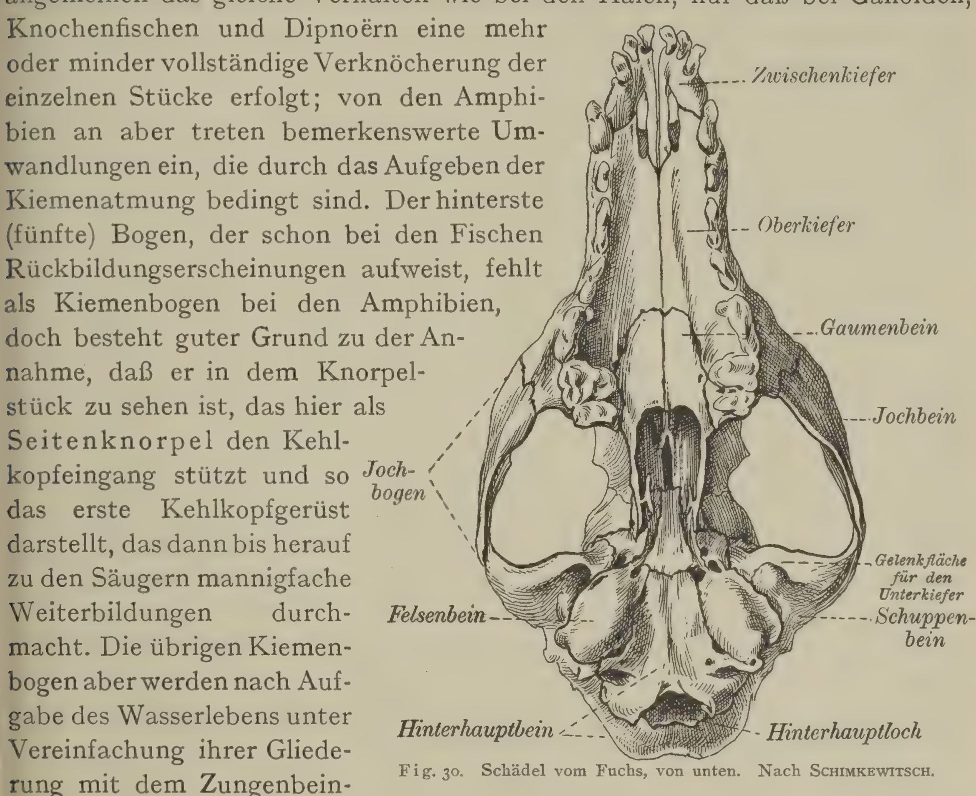


Fig. 30. Schädel vom Fuchs, von unten. Nach SCHIMKEWITSCH.

lassen: den Schildknorpel, der sich dem primären Kehlkopfgerüst hinzugesellt.

Ein besonderes Schicksal endlich scheint der Kieferstiel oder die Hyomandibula, die bei den meisten Fischen den Kieferapparat trägt, bei den landlebenden Wirbeltieren zu erleiden: es besteht guter Grund zu der Auffassung, daß er hier in den Dienst der Schalleitung tritt und ein kleines Stäbchen (*Columella*) bildet, das sich in das Vorhofsfenster der Ohrkapsel einfügt. In einfacher Form bei den Amphibien, erfährt es bei den Reptilien eine Ergänzung durch ein zweites vom Zungenbeinbogen stammendes Skelettstück, das sich ihm außen anfügt, während es bei den Säugern den Steigbügel (*Stapes*) bildet, der mit den schon erwähnten Gehörknöchelchen, Amboß und Hammer, eine schalleitende Kette bildet. Somit wären alle drei Gehörknöchelchen der Säuger auf Teile des früheren Eingeweideskelettes (des Kiefer- und Zungenbeinbogens) zurückzuführen, die einen Funktionswechsel durchgemacht haben.

Extremitäten-Skelett.

2. Extremitäten-Skelett.

Die paarigen Extremitäten, deren allgemeine Morphologie bereits besprochen wurde, erhalten durch Verdichtung und histologische Umwandlung des embryonalen Stützgewebes (des *Mesenchyms*) in ihrem Innern ein Skelett, das in seinem besonderen Aufbau bei den Fischen sehr anders ausfällt als bei den übrigen Wirbeltieren, den Tetrapoden. In einem Punkte freilich stimmen die beiden genannten Formgruppen überein: hier wie dort kann man, und zwar an der vorderen wie an der hinteren Extremität, einen an der Basis der Extremität gelegenen Gürtel von dem Skelett der freien Extremität unterscheiden. Die spezielle Ausgestaltung dieser beiden Abschnitte aber zeigt große Verschiedenheiten; weniger die der Gürtel, die sich noch leidlich gut miteinander vergleichen lassen, in höherem Maße die der freien Extremitäten, die bei Fischen und Tetrapoden ganz verschiedenen Grundplänen folgen, deren Beziehungen zueinander noch immer eine der umstrittensten Fragen der Wirbeltiermorphologie bilden. Wir betrachten zunächst die Extremitätengürtel und dann erst das Skelett der freien Extremitäten.

Schultergürtel.

Der Schultergürtel (Gürtel der vorderen Extremität) erscheint in primitiver Form bei den Selachiern. (Amphioxus und die Rundmäuler besitzen keine Extremitätengürtel, wie sie auch keine Extremitäten haben.) Hier, bei den Selachiern, besteht er jederseits aus einer knorpligen Spange, an der ein ventraler, quer gelagerter, und ein in etwa rechtem Winkel davon abgeknickter dorsaler Abschnitt zu unterscheiden sind. Letzterer steigt an der Seite des Körpers auf und steckt bei den Haien frei in der Muskulatur, während er bei den Rochen an der Wirbelsäule Befestigung gewinnt. Da, wo die beiden Abschnitte aneinander stoßen, springt ein Gelenkkopf zur Verbindung mit der freien Extremität vor; die beiderseitigen Gürtel hängen in der ventralen Mittellinie untereinander zusammen. Dieser primordiale, noch ganz knorpelige Schultergürtel erfährt bei den übrigen Fischen eine Weiterbildung durch das Auftreten von Knochen, von denen sich die einen als Deckknochen seiner Außenfläche nur auflagern, die anderen als Ersatzknochen einzelne Gebiete des

Knorpels okkupieren. Von Deckknochen entsteht einer außen am Gelenkteil: das Cleithrum; nach oben hin schließen sich ihm gewöhnlich zwei Supracleithralia an, von denen der obere die Aufhängung des Schultergürtels am Schädel übernimmt, während unterhalb des Cleithrums, also an der ventralen Querspange des primordialen Schultergürtels, als Deckknochen die Clavicula (das Schlüsselbein) auftritt und sich mit der der anderen Seite in der Mittellinie verbindet. Unter diesen Deckknochen kann der primordiale Schultergürtel rückgebildet werden (so bei Knorpelganoiden), doch bleibt sein Gelenk-

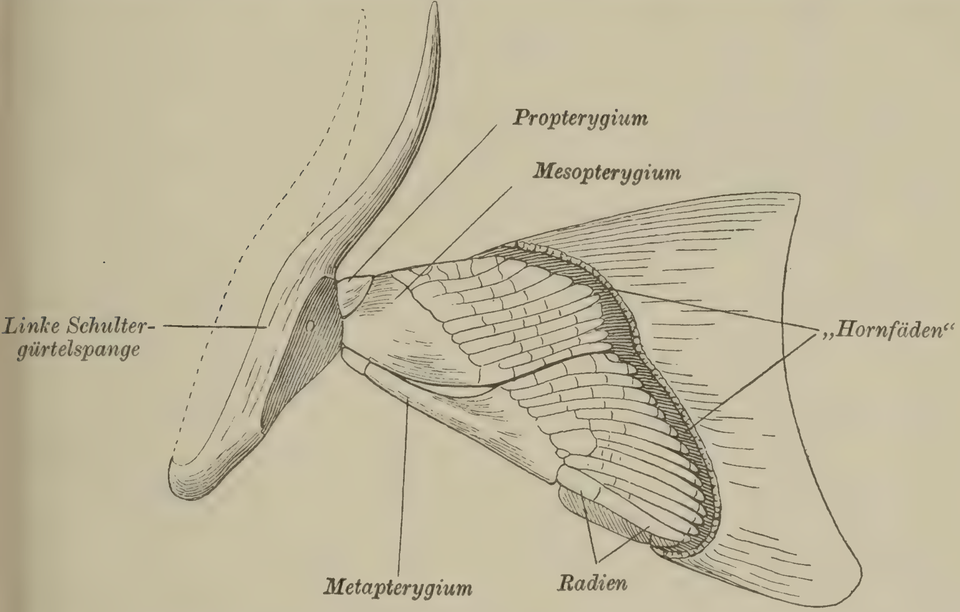


Fig. 31. Schultergürtel und Brustflosse der linken Seite von Heptanchus. Die Flosse ist nach oben geschlagen. Nach Wiedersheim.

teil stets erhalten und kann sogar zur Grundlage zweier Ersatzknochen, eines oberen (*Scapula*) und eines unteren (*Coracoid*) werden. Im besonderen zeigen die genannten Teile bei Ganoiden, Knochenfischen und Dipnoërn viele Eigenheiten; so schlagen die Knochenfische einen selbständigen Weg ein, der zum Untergang der Clavicula, sehr starker Vergrößerung des Cleithrums und beträchtlicher Reduktion des primordialen Anteiles führt.

Auch für die Betrachtung des Schultergürtels der Tetrapoden kann man von einem ähnlichen Schema ausgehen. Der primordiale Schultergürtel läßt auch hier einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt unterscheiden, an deren Zusammenstoß sich die Anlagerungsstelle für die freie Extremität, hier bei den Tetrapoden aber in Form einer Pfanne, findet. Der ventrale Abschnitt besitzt die Form einer breiten Platte, an der gewöhnlich ein breiterer hinterer Coracoid-Abschnitt und ein vorderer dünnerer Procoracoid-Abschnitt unterscheidbar sind, beide voneinander getrennt entweder durch einen von innen und vorn her eindringenden Einschnitt oder durch ein Fenster (Fig. 18). Im letzteren Falle hängen der Coracoid- und der Procoracoid-Abschnitt innen von dem Fenster

untereinander zusammen. Eine im dorsalen Abschnitt des primordialen Schultergürtels regelmäßig auftretende Ersatzverknöcherung wird als Schulterblattknochen oder Os scapulare bezeichnet, ein die ventrale Platte in verschieden großer Ausdehnung einnehmender, nahezu konstanter Ersatzknochen führt den Namen Rabenschnabelbein oder Coracoid. Von Deckknochen ist bei den rezenten Formen nur noch die Clavicula vorhanden; als Cleithra gedeutete Knochen werden bei den ausgestorbenen Stegocephalen gefunden.

Die große Mannigfaltigkeit in der besonderen Ausführung, die dieser Grundplan gestattet, mag nur durch einige wenige Beispiele dargelegt werden. Bei den Schwanzlurchen, Brückenechsen und Echsen schieben sich die ventralen Platten der beiderseitigen Schultergürtel mit ihren inneren Rändern übereinander und werden durch das Brustbein, das sich ihren hinteren Rändern anfügt, in dieser Lage fixiert; bei den Fröschen tritt an die Stelle der gegenseitigen Deckung die Vereinigung der medianen Ränder in der Mittellinie, und das Brustbein verliert jene Bedeutung. Dagegen zeigen Krokodile und Vögel wieder das einfach gestaltete Coracoid dem Vorderrand des Brustbeins angefügt (Fig. 17). Selbst unter den Säugern erreicht bei den Kloakentieren noch das Coracoid das Brustbein, bei den übrigen erfährt es dagegen eine Rückbildung und bleibt nur als ein Fortsatz, „Rabenschnabelfortsatz", am Schulterblatt bestehen. Das letztere wäre damit ganz seiner ventralen Stütze beraubt, wenn nicht das Schlüsselbein die Verbindung zwischen Schulterblatt und Brustbein übernähme. Es geschieht das bei allen Säugern, die ihre Vordergliedmaßen zu komplizierteren Bewegungen, wie Graben, Schwimmen, Fliegen, Greifen gebrauchen, während bei denen, wo dieselben nur einfache Pendelschwingungen auszuführen haben, d. h. nur zum Laufen dienen, wie bei den Huftieren, auch das Schlüsselbein zugrunde geht, und somit nur das Schulterblatt (mit dem Rabenschnabelfortsatz), durch Muskeln in seiner Lage festgehalten, als Anlagerungsstätte des Oberarmes übrigbleibt. Bei Amphibien und Reptilien spielt das Schlüsselbein eine geringe Rolle und kann auch ganz schwinden (Schwanzlurche, Krokodile, Schildkröten); mehr hervor tritt es bei den Vögeln, wo es mit dem der anderen Seite zu einem „Gabelknochen" verwächst, dem bei den Flugbewegungen eine wichtige Bedeutung zukommt (Fig. 17).

Beckengürtel. Der Beckengürtel (Gürtel der hinteren Extremität) spielt bei den Fischen, im Zusammenhang mit der zurücktretenden Bedeutung der Bauchflossen, auch nur eine geringe Rolle und kann sogar ganz schwinden. Bei den Selachiern stellt er, ähnlich dem Schultergürtel, eine quer gelagerte Knorpelspange dar, an die sich jedoch nur bei den Chimaeren ein kleiner, seitlich aufsteigender Abschnitt jederseits anschließt. Bei den Ganoiden noch weiter reduziert, fehlt ein Becken bei den Knochenfischen gänzlich, so daß hier das Skelet der freien Bauchflosse lediglich in der Muskulatur steckt. Nur bei den Dipnoërn findet sich eine ausgedehntere ventrale knorpelige Beckenplatte, die auch in manchen Punkten den Anschluß der Beckenplatte der höheren Formen gestattet. Bei diesen tritt im Gegensatz zu den Fischen der Beckengürtel ganz besonders hervor, entsprechend der Tatsache, daß bei ihnen auch die hintere

Extremität bei der Ortsbewegung in erster Linie wirksam ist, zum Vorwärtstreiben des Körpers verwendet wird. Demzufolge verbindet sich der Beckengürtel auch stets durch einen aufsteigenden Pfeiler mit der Wirbelsäule. Im Gegensatz zu dem Schultergürtel kommen am Beckengürtel Deckknochen nicht zur Entwickelung; er gehört vielmehr ganz dem primordialen Skelett an und besteht somit anfangs aus primordialen Knorpelteilen, die dann aber mehr oder minder vollständig durch Ersatzknochen verdrängt werden können. Ganz regelmäßig verknöchert der eben erwähnte aufsteigende Pfeiler, der die Anlagerung an die Wirbelsäule sucht, als Darmbein (*Os ilium*), und ebenso ist in der ventralen Beckenplatte ein hinteres Verknöcherungsgebiet jederseits konstant, das als Sitzbein (*Os ischii*) bezeichnet wird. Zu diesen beiden, schon bei Amphibien vorhandenen Knochenterritorien gesellt sich

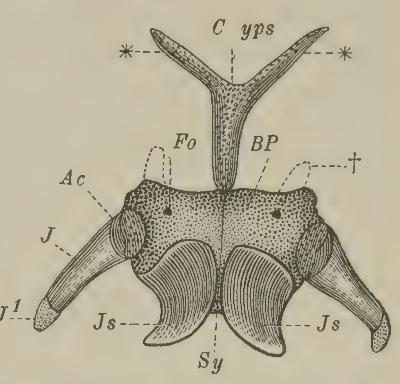


Fig. 32. Becken von Salamandra maculosa, von der Ventralseite. *Ac* Hüftgelenkpfanne (Acetabulum), *BP* ventrale Beckenplatte, *C yps* ypsilonförmiger Knorpel, * Fortsatz desselben, *Fo* Nervenloch, *J* Ilium (Darmbein), *J*¹ knorpliges oberes Ende desselben, *Js* Ischium (Sitzbein), *Sy* Symphyse. Nach WIEDERSHEIM.

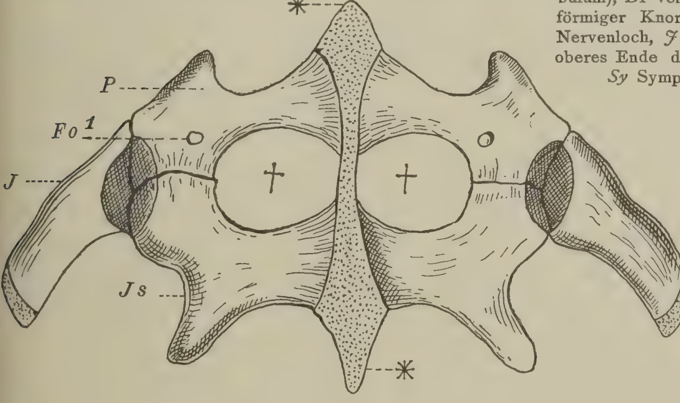


Fig. 33. Becken von Sphenodon (Brückenechse), von der Ventralseite gesehen. In den Bezeichnungen geändert. *Fo*¹ Nervenloch, *J* Darmbein, *Js* Sitzbein, *P* Schambein, ** Mittlerer Knorpelstreifen zwischen beiden Beckenhälften, †† Foramina obturata („verstopfte Löcher"). Nach WIEDERSHEIM.

von den Reptilien an ein drittes, das den vorderen Teil einer jeden Seite der ventralen Beckenplatte einnimmt und den Namen Schambein (*Os pubis*) führt. Zwischen ihm und dem Sitzbein bildet sich ein Fenster in der Beckenplatte aus, das nur von einer Membran verschlossen und daher als „verstopftes Loch" bezeichnet wird. An der Stelle, wo von der ventralen Beckenplatte der aufsteigende Pfeiler des Darmbeins abgeht, findet sich die Pfanne für den Oberschenkel. Auch dieses Grundrißschema des Beckengürtels gestattet sehr viele Möglichkeiten der besonderen Ausführung. Dieselben betreffen weniger die ventrale Platte, als den aufsteigenden Abschnitt, das Darmbein. Für die schwanzlosen Amphibien charakteristisch ist, daß dasselbe sehr lang auswächst und von der Beckenplatte aus nach vorn hin aufsteigt, während es bei den geschwänzten Amphibien viel kürzer ist und die umgekehrte Richtung — nach hinten und oben — einschlägt, um sich mit dem Querfortsatz eines besonders stark ausgebildeten (Kreuzbein-)Wirbels zu verbinden. Die letztere Richtung bewahrt es bei den

Reptilien, bei denen es sich jedoch an die Querfortsätze zweier Wirbel anlegt. Von diesem Zustand ist auch das Verhalten bei den Vögeln abzuleiten, das jedoch nach vielen Richtungen verändert wird, so daß das ausgebildete Vogelbecken auf den ersten Blick ein recht absonderliches Aussehen zeigt (Fig. 34). Das Darmbein vergrößert das Gebiet seiner Anlagerung an die Wirbelsäule, indem es nach vorn wie nach hinten auswächst, sich nach vorn über die ganze Lendenwirbelsäule und selbst noch über einen Teil der Brustwirbelsäule, nach hinten aber über einen Teil der Schwanzwirbelsäule hinwegschiebt. Mit allen diesen Wirbeln verschmilzt es fest, und ebenso verschmelzen die von ihm überlagerten Wirbel untereinander zu einem „sekundären Kreuzbein", das bis zu 23 einzelne Wirbel in sich vereinigen kann. Weitere Besonderheiten des Vogelbeckens betreffen dessen ventralen Teil. Der ganz besonders starke Halt, den es an der Wirbelsäule gewinnt, ermöglicht, daß die beiden Hälften in der ventralen Mittellinie nicht zur Vereinigung und so zur gegenseitigen Stütze kommen, sondern voneinander getrennt bleiben: die Vögel besitzen ein „Spaltbecken", das in der ventralen Mittellinie weit klafft und so dem Vogelweibchen die Ablage der sehr großen Eier gestattet, eine Einrichtung, die wohl auch nur als zweckmäßig für das Flugvermögen angesehen werden kann. Nur wenige Vögel, so der Strauß, machen davon eine Ausnahme. Endlich ist eine letzte Besonderheit gegeben in der eigentümlichen Richtung, die das Schambein annimmt: dasselbe stellt sich so ein, daß es nach hinten gerichtet, dem Sitzbein parallel verläuft, und das „verstopfte Loch" zu einer langen schmalen Spalte verwandelt wird.

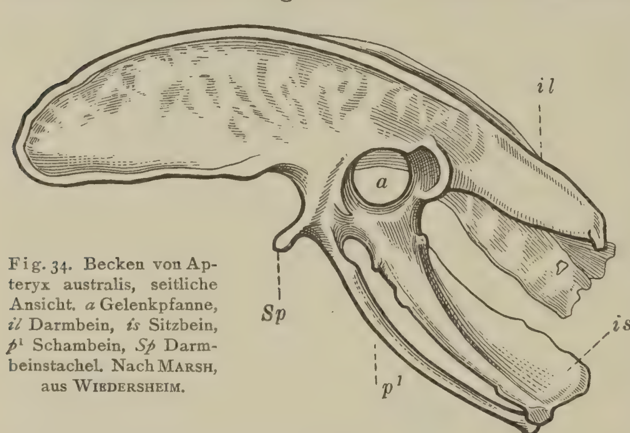


Fig. 34. Becken von Apteryx australis, seitliche Ansicht. *a* Gelenkpfanne, *il* Darmbein, *is* Sitzbein, *p*[1] Schambein, *Sp* Darmbeinstachel. Nach MARSH, aus WIEDERSHEIM.

In ganz anderer Richtung bewegen sich die besonderen Umwandlungen, die das Becken der Säuger erleidet. Bei vielen niederen Formen noch leicht auf die Form des Reptilienbeckens zurückführbar, erhält es bei den Primaten mit der Annahme des aufrechten Ganges den Anstoß zu einer besonderen Entfaltung des Darmbeines, dadurch, daß dasselbe zum Tragen der Gedärme herangezogen wird. Es verbreitet sich so zu einer „Darmbeinschaufel", deren Entwickelung besonders dem Menschenbecken sein eigenartiges Gepräge gibt. Im übrigen lagert sich auch bei den Säugern das Darmbein embryonal nur an zwei Wirbel an (wie bei den Reptilien), doch kann es später das Anlagerungsgebiet etwas vergrößern, und den ersten zwei Wirbeln können sich einige weitere zur Bildung eines festen Kreuzbeins anschließen. Beim Menschen besteht das Kreuzbein aus fünf verschmolzenen Wirbeln. Eine Besonderheit des Beckens der Kloaken- und Beuteltiere sind die Beutelknochen, die in die Bauchwand eingeschlossen

nach vorn vorspringen und Muskeln zur Anheftung dienen. Es ist die Vermutung geäußert worden, daß sie auf einen knorpeligen Vorsprung zurückzuführen sind, der schon bei manchen Amphibienbecken beobachtet wird.

Freie Extremitäten.

Wenden wir uns nach dieser Betrachtung der Extremitätengürtel zu dem Skelett der freien Extremitäten, so treffen wir hier eine viel größere Mannigfaltigkeit, namentlich viel auffallendere Unterschiede zwischen dem Skelett der Fischflosse (dem *Ichthyopterygium*) und dem der Tetrapoden-Extremität (dem *Cheiropterygium*).

Fischflosse (Ichthyopterygium).

Aber auch das Skelett der Fischflosse allein zeigt bei den einzelnen Gruppen der Fische ein so verschiedenartiges Aussehen, daß schon hier ein einheitlicher Grundplan nur auf dem Wege der Hypothese konstruiert werden kann, und die Meinungen darüber, wie diese verschiedenen Bildungen aufeinander zu beziehen sind, weit auseinandergehen. Gemeinsam ist allen den verschiedenen Flossen nur, daß an ihnen, ebenso wie an den unpaaren Flossen, zwei Teile des Skelettes unterscheidbar sind: ein primordialer, dem Innenskelett angehöriger, der ursprünglich knorpelig ist, aber verknöchern kann, und ein sekundärer, dem Integument entstammender, der bei Selachiern und Dipnoërn aus Bindegewebsfäden (fälschlich als Hornfäden bezeichnet), bei Ganoiden und Knorpelfischen aber aus knöchernen Flossenstrahlen besteht. Die primordialen Teile stützen den basalen, die Bindegewebsfäden und Knochenstrahlen den peripheren Teil der Flosse; die beiden letztgenannten Bildungen schaffen ganz besonders die Verbreiterung der Flossen.

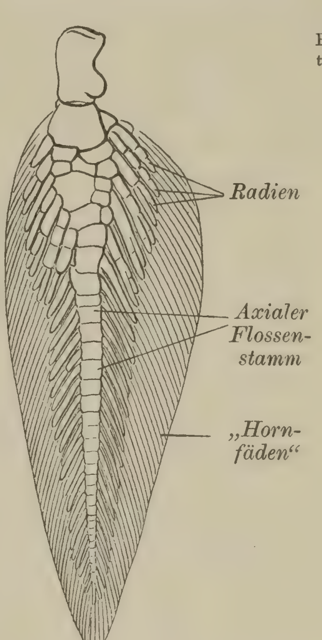


Fig. 35. Skelett der Brustflosse von Ceratodus Forsteri. Nach GEGENBAUR.

Von den mannigfachen Einzelbildungen greifen wir zunächst die Flossen des in Queensland lebenden Dipnoërs Ceratodus heraus, die in der Frage nach der Urform des Flossenskelettes eine große Rolle gespielt haben (Fig. 35). Brust- und Bauchflosse folgen hier demselben Grundplan: bei beiden besteht ein die Achse der Flosse durchsetzender, gegliederter, knorpeliger Flossenstamm, dem beiderseits ebenfalls gegliederte Knorpelstrahlen (Radien) ansitzen. Diesen schließen sich dann die Bindegewebsfäden an. Recht anders erscheint demgegenüber das Flossenskelett der Haie (Fig. 31): hier liegt der knorpelige Haupt-Skelettstamm der Flosse nicht in der Achse derselben, sondern an ihrem inneren Rande, und ihm schließen sich einseitig, nämlich nach außen und hinten hin, die zahlreichen gegliederten Knorpelradien an, die dann den Bindegewebsfäden zur Befestigung dienen. Nur am hintersten Ende des Stammes finden sich einige Strahlen auch an der inneren Seite desselben. An der kleineren Bauchflosse wird der Haupt-Skelettstamm gewöhnlich aus zwei Basalknorpeln (*Pro-* und *Metapterygium* genannt) gebildet, an der größeren Brustflosse meist aus drei (*Pro-*, *Meso-* und

Metapterygium). Starkes Auswachsen des vordersten Teiles der Brustflosse an die Seite des Kopfes bedingt bei den Rochen die breite Form des Körpers. Der wichtigste Unterschied der beiden geschilderten Flossenformen liegt darin, daß bei der Ceratodusflosse der Flossenstamm zweireihig, biserial, mit Radien besetzt ist, bei den Haien fast nur einreihig, uniserial. Nach der von Gegenbaur aufgestellten Archipterygiumtheorie wäre der erstere Zustand als der primitivere anzusehen, und der zweite von ihm abzuleiten. Gegenbaurs Vorstellung zufolge sind der Schultergürtel wie der Beckengürtel modifizierte Kiemenbogen, die aus der Reihe der übrigen ausschieden und sich nach hinten verschoben; der Beckengürtel in höherem Maße als der Schultergürtel. Das Skelett der freien Extremitäten wäre dann auf die Kiemenstrahlen zurückzuführen, die nur ihre Beziehungen zu dem Bogen geändert hätten, indem einer von ihnen eine besondere Mächtigkeit erlangte, und die anderen, von dem Bogen weg, auf ihn rückten. So sei ein „biseriales Archipterygium", wie es Ceratodus noch annähernd zeigt, entstanden, und von diesem leite sich dann durch Schwund der einen (inneren) Strahlenserie der Zustand der Selachierflosse ab. Dieser Anschauung lassen sich mancherlei begründete Einwände gegenüberstellen, und so neigt heutzutage die Mehrzahl der Forscher der anderen Auffassung zu, die bereits unter dem Namen der Seitenfaltentheorie erwähnt wurde und die eine ursprünglich metamere, über mehrere Rumpfsegmente sich erstreckende Anlage der Brust- wie der Bauchflosse annimmt. Ihr zufolge würden auch einzelne hintereinander gelegene Knorpelradien, in ähnlicher Weise wie in dem medianen unpaaren Flossensaum, die erste Form des Flossenskelettes gebildet haben. Durch Verschmelzung ihrer basalen Glieder wären dann die Basalknorpel entstanden, denen dann die Radien einreihig ansaßen. Biseriale Anordnung der Radien an einem axialen Flossenstamm, wie bei Ceratodus, wäre danach ein ganz abgeändertes Verhalten.

Wieder ganz andere Zustände des Flossenskelettes zeigen die Ganoiden und Knochenfische. Doch gehen wir auf sie nicht weiter ein und bemerken nur, daß bei beiden Fischgruppen die knöchernen Flossenstrahlen, die als Hautverknöcherungen (Deckknochen) entstehen, im Aufbau der Flosse immer mehr hervortreten und die Bedeutung der primordialen basalen Stücke und Radien in den Hintergrund drängen. Ganz besonders stark ist das der Fall bei den Knochenfischen.

Cheiropterygium. Im Gegensatz zu der Vielgestaltigkeit des Flossenskelettes der Fische (des *Ichthyopterygiums*) steht die Übereinstimmung in dem Gestaltungsplan, dem das Skelett der freien Extremitäten bei den Tetrapoden (das *Cheiropterygium*) folgt. Dieser Plan beherrscht in gleicher Weise die vordere wie die hintere Extremität und ist auch da noch gut erkennbar, wo sich diese beiden in stark auseinandergehenden Richtungen besonders entwickelt haben. Letzteres ist freilich nicht häufig; es findet sich vor allem bei Flug- und Flattertieren, sowie beim Menschen.

Jener Grundplan gestattet die Unterscheidung eines Stieles und eines Endstückes der freien Extremität (Fig. 36; s. auch Fig. 7). Am Stiel sind stets zwei

Abschnitte vorhanden: Ober- und Unterarm, durch das Ellbogengelenk verbunden, an der vorderen, — Ober- und Unterschenkel, im Kniegelenk zusammenstoßend, an der hinteren Extremität. Den oberen Abschnitten liegt nur je ein Knochen zugrunde (*Humerus* und *Femur*), den unteren Abschnitten kommen deren je zwei zu: Speiche (*Radius*) und Elle (*Ulna*) an der vorderen, Schienbein (*Tibia*) und Wadenbein (*Fibula*) an der hinteren Extremität. Dem Kniegelenk kann, von den Reptilien an, eine als Sehnenverknöcherung in der Sehne des großen Streckmuskels des Unterschenkels auftretende Kniescheibe vorgelagert sein. Am Endstück (Hand oder Fuß) vermittelt je ein Wurzelabschnitt — Handwurzel (*Carpus*) und Fußwurzel (*Tarsus*) — die Verbindung mit dem Stiel; ihm folgen ein Mittelstück — Mittelhand (*Metacarpus*) und Mittelfuß (*Metatarsus*) — und endlich die Finger oder Zehen, die wieder aus einzelnen Gliedern (*Phalangen*) bestehen. Die Knochen des Stielabschnittes sind der Regel nach lange, zylindrische (Röhren-) Knochen und erfahren nur bei Wassertieren eine starke Verkürzung, entsprechend der Aufgabe, eine kurze breite Flosse bilden zu helfen (z. B. bei den ausgestorbenen Ichthyosauriern oder den Walen); auch die Knochen der Mittelhand und des Mittelfußes sowie die der Finger und Zehen folgen meist diesem Formtypus, wenn sie auch absolut wesentlich kleiner sind. Dagegen bestehen die Hand- und Fußwurzel fast stets aus kurzen Skelettstückchen von unregelmäßiger Form, ohne Bevorzugung einer bestimmten Richtung.

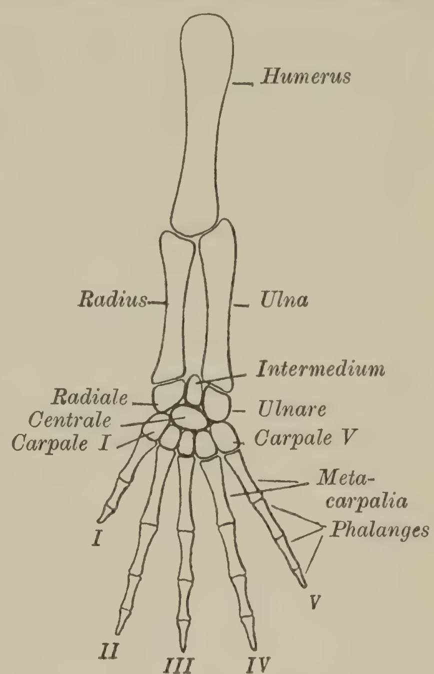


Fig. 36. Schematische Darstellung des Skelettes der rechten vorderen Extremität eines Landwirbeltiers. Nach BOAS.

Gerade in diesen Abschnitten zeigen sich bei den Wirbeltieren die meisten Besonderheiten, die sich aber doch alle auf ein bestimmtes, für die Hand- und die Fußwurzel in gleicher Weise geltendes Schema zurückführen lassen (Fig. 36). Als solches wird ein Aufbau des Carpus und Tarsus aus neun Stücken angenommen, die sich in zwei Reihen um ein mittleres Centrale gruppieren. An der Handwurzel werden die drei Stücke der ersten Reihe als Radiale, Intermedium, Ulnare, die fünf Stücke der zweiten Reihe als 1., 2., 3., 4., 5. Carpale bezeichnet; an der Fußwurzel heißen die entsprechenden Stücke: Tibiale, Intermedium, Fibulare; 1., 2., 3., 4., 5. Tarsale. Jedem Carpale schließt sich ein Metacarpale, jedem Tarsale ein Metatarsale an. Dieses Schema entspricht also einem fünfstrahligen (fünfzehigen oder fünffingrigen) Endstück, und in der Tat läßt sich ein solches für die Extremität der Tetrapoden als Ausgangsform annehmen. Dem ist jedoch hinzuzufügen, daß von manchen Seiten sowohl am radialen (tibialen) wie am ulnaren (fibularen) Rande der Hand und

des Fußes ein Strahl als fortgefallen, d. h. als im Laufe der Stammesgeschichte zugrunde gegangen angenommen wird, so daß als eigentliche Ausgangsform nicht eine fünf-, sondern eine siebenstrahlige Extremität zu gelten hätte. Diese Annahme gründet sich auf das hier und da zu beobachtende Vorkommen von besonderen Skelettstücken an den beiden Rändern des Carpus und Tarsus, die als Reste überzähliger Finger und Zehen aufgefaßt werden. So gilt das Erbsenbein (*Pisiforme*), das bei Reptilien wie bei Säugern sich dem Ulnare der Hand anfügt, vielen als Rest eines „Postminimus" der Hand, eine Anschauung, die noch nicht als bewiesen gelten kann. Am radialen Rande der Hand neben dem Daumen gelegene Skelettstücke werden auf einen „Praepollex", entsprechend gelagerte des Fußes auf einen „Praehallux" zurückgeführt und so bezeichnet. Mag man aber von einer fünf- oder einer siebenstrahligen Extremität ausgehen, so würden doch immer, das ist wenigstens die verbreitetste Auffassung, Formen mit nur 4-, 3-, 2- oder 1-strahligen Händen oder Füßen als Reduktionsformen aufzufassen sein, als Formen, bei denen eine verschiedene Zahl von Strahlen in Wegfall gekommen wäre.

Die Zahl der Phalangen (Glieder), aus denen die einzelnen Finger oder Zehen bestehen, ist nicht immer gleich und schwankt namentlich bei den niederen Wirbeltieren beträchtlicher; bei den Säugern hat sich als allgemeingültige Norm herausgebildet, daß der erste Finger und die erste Zehe aus zwei, die übrigen Finger und Zehen aus je drei Phalangen bestehen.

Die Frage nach der ursprünglichen Strahlzahl der terrestrischen Wirbeltier-Extremität führt zu der weiteren, in welcher Weise diese Extremität mit der Fischflosse zu vergleichen ist, einer Frage, über die ein abschließendes Urteil auch noch nicht zu geben ist. An Versuchen, auch die pentadaktyle Extremität im Sinne der Archipterygiumtheorie zu deuten, hat es nicht gefehlt; je nach der verschiedenen Auffassung, welche Skeletteile man als Hauptstamm zusammenfassen sollte, hat man sie dabei als uni- oder als biserial mit Radien besetzt betrachtet.

Etwas mehr, wenn auch nicht völlige, Übereinstimmung herrscht dagegen in der Frage, wie die vordere und die hintere Extremität untereinander zu vergleichen seien. Weitester Anerkennung erfreut sich die Auffassung, daß der Radius des Unterarmes der Tibia des Unterschenkels, und dementsprechend die Ulna der Fibula zu vergleichen ist, der erste (innerste) Finger der ersten Zehe. Bei diesem Vergleich fallen mehrere Unterschiede in der Stellung der beiden Extremitäten auf, die bei Säugern ganz besonders deutlich hervortreten (Fig. 7). An der vorderen Extremität ist der Oberarm, vom Schultergelenk aus, nach hinten gerichtet, der Unterarm von hier aus nach vorn, so daß das Ellenbogengelenk nach hinten vorspringt und dem Unterarm die Beugung nach vorn gestattet; an der hinteren Extremität ist umgekehrt der Oberschenkel, vom Hüftgelenk aus, nach vorn gerichtet, der Unterschenkel von hier aus nach hinten, das Kniegelenk springt nach vorn vor und gestattet dem Unterschenkel den Ausschlag nach hinten. Damit hängt zusammen eine Verschiedenheit in der Stellung der Vorderarm- und der Unterschenkelknochen. An der hinteren Extremität er-

scheint das Verhalten einfacher: beide Knochen, Tibia und Fibula, stehen parallel zueinander, die Tibia innen, die Fibula außen; an der vorderen Extremität dagegen kreuzen sich die beiden Knochen des Unterarmes in der Weise, daß der Radius vor die Ulna zu stehen kommt (Pronationsstellung der Vorderarmknochen). Für beide Zustände kann man von einem indifferenten Ausgangszustand ausgehen, wo beide Extremitäten nach der Seite vom Körper abstanden und der Scheitel des Ellenbogen- wie der des Kniegelenkes nach außen vorsprang. Die Verschiedenheit der Drehungen, die für beide Extremitäten, von diesem Ausgangszustand aus, anzunehmen sind, steht in Verbindung mit der Verschiedenheit der Leistungen, die ihnen bei der Vorwärtsbewegung zukommen, bei der die hintere hauptsächlich das Vorwärtstreiben des Körpers übernimmt, während die vordere zwar manchmal diese Wirkung durch Vorwärtsziehen des Körpers unterstützen kann, vor allem aber wohl zum Aufhalten, Hemmen oder gar Rückwärtsschieben des Körpers Verwendung findet. Dieser Verschiedenheit der Aufgaben entspricht die Verschiedenheit in der Anordnung der Teile bei aller grundsätzlichen Gleichheit des Baues.

Die besondere Art, wie der hier geschilderte Grundplan der pentadaktylen Extremität bei den verschiedenen Formen abgeändert ist, macht auch die Morphologie der Extremitäten zu einem der interessantesten Kapitel der ganzen Morphologie überhaupt, dazu zu einem der wichtigsten in stammesgeschichtlichen Fragen. Es gibt keine Klasse der Wirbeltiere, bei der jenes Bauschema überall unverändert beibehalten wäre; in jeder finden sich Formen mit mehr oder minder bedeutenden besonderen Abweichungen. Schon bei den langschwänzigen Amphibien ist Verminderung der Fingerzahl an der Hand auf nur vier ganz gewöhnlich, aber auch eine weiter gehende auf drei oder gar nur zwei kommt vor; im übrigen bewahren die Extremitäten insofern eine primitive Stellung, als sie richtige Kriechextremitäten bilden, nach der Seite des Körpers abstehen und diesen mit seiner Bauchfläche zur Berührung mit dem Boden kommen lassen. Aber schon die schwanzlosen Amphibien, Frösche, Kröten usw., zeigen beträchtliche Abänderungen, durch die die hinteren stark verlängerten Extremitäten zu kräftigen Sprungbeinen mit flossenartig verbreiterten Endstücken, die vorderen aber, stark verkürzt, zu Greiforganen umgewandelt werden. Und doch besteht auch hier die auffallende Übereinstimmung zwischen vorn und hinten, daß Radius und Ulna ebenso wie Tibia und Fibula untereinander zu je einem Knochen verwachsen. Unter den Reptilien herrscht die nach der Seite abstehende Kriechextremität vor; die Formen, bei denen Anpassungen ganz besonderer Art bestanden, sind ausgestorben: die Ichthyosaurier und Plesiosaurier mit ihren Ruderflossen, die Pterosaurier mit ihren Flughäuten, die namentlich von der vorderen Extremität ihre Stütze erhielten. Bei genauerem Zusehen zeigen freilich auch Arme und Beine der lebenden Reptilien genug Besonderheiten des inneren Baues, von denen nur erwähnt sei, daß bei den Schildkröten der Arm, um aus dem Panzer hervorzukommen, sich in eine Stellung drehen muß, die das Ellenbogengelenk nach vorn bringt, während es ja sonst stets nach hinten gerichtet ist. Von den Extremitäten der

Reptilien sind die der Vögel abzuleiten; die ausgestorbenen Dinosaurier gestatten in mancher Hinsicht einen Einblick in die Stadien, die dabei zu durchlaufen waren. Vordere und hintere Extremität gehen hier ihre ganz eigenen Wege (Fig. 37). Die vordere wird unter starker Entwickelung des Ober- und Unterarmes und Vereinfachung des Handskelettes, von dem nur Reste von drei Fingern übrigbleiben, die teilweise untereinander verschmelzen, zum Skelett des Flügels, während die hinteren befähigt werden, auf dem Lande den ganzen Körper zu tragen und schreitend vorwärts zu bewegen. Die wichtigsten Umwandlungen des inneren Baues sind dabei: Verkümmerung des Wadenbeines, Verwachsung der ersten Reihe der Fußwurzelknochen mit dem Schienbein, Verwachsung der (4) Mittelfußknochen untereinander und mit der zweiten Reihe der Fußwurzelknochen zu einem ,,Laufknochen", Reduktion der Zehenzahl auf vier, drei oder selbst zwei (beim afrikanischen Strauß).

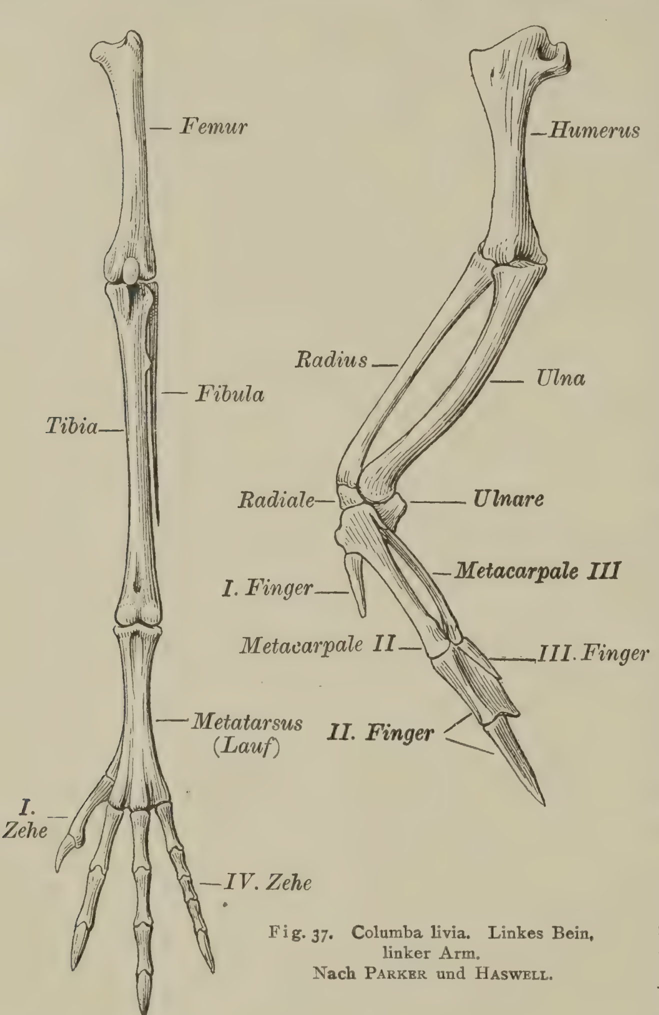


Fig. 37. Columba livia. Linkes Bein, linker Arm. Nach Parker und Haswell.

Bei keiner Klasse der lebenden Wirbeltiere zeigt aber doch der Bau des Extremitätenskelettes die Variationsfreudigkeit der Natur in so hohem Maße als bei den Säugern. Neben den in überwiegender Anzahl vertretenen Land-Extremitäten fehlen die dem Wasserleben angepaßten verkürzten und verbreiterten Flossen ebensowenig wie die Fallschirme für die Bewegung in der Luft. Aber auch die Land-Extremitäten bieten eine Fülle von Verschiedenheiten dar. Eins freilich ist ihnen im Gegensatz zu den Kriechextremitäten gemeinsam: sie sind stets Stelzen, die nicht mehr seitlich vom Körper abstehen, sondern unter ihn gestellt sind und ihn tragen, so daß der Bauch nicht mehr zur Berührung mit dem Boden kommt. Vor allem verschieden aber ist die Art, wie die Extremitäten sich auf den Boden stützen. Bei vielen geschieht dies

noch in der ursprünglichen Weise, d. h. mit dem ganzen Handteller und der ganzen Fußsohle (Sohlengänger: Insektenfresser; Bären, Dachse); daran schließen sich die Zehengänger an, bei denen die Finger und Zehen den Boden berühren, Mittelhand und Mittelfuß aber über denselben erhoben sind (die meisten Raubtiere: Hunde, Katzen usw.); endlich erreicht bei den Spitzengängern (Paar- und Unpaarhufern) die Aufrichtung der Extremitäten den höchsten Grad und läßt diese nur noch mit den Spitzen einiger Zehen den Boden berühren. Damit verbindet sich eine Reduktion der Zehenzahl, die an der ersten beginnt, dann die fünfte und zweite in Wegfall kommen läßt, so daß in dem Stamm der Paarhufer mit den Wiederkäuern der Zustand erreicht wird, wo nur noch die dritte und vierte Zehe übrigbleiben, während bei den Unpaarhufern die Pferde auch den vierten Strahl (Finger und Zehe) rückbilden und somit nur noch den dritten behalten. Andere Veränderungen: Verwachsungen der Unterarm- und Unterschenkelknochen, Verwachsungen oder Schwund von Hand- und Fußwurzel-Elementen — die hier bei den Säugern besondere, in der menschlichen Anatomie traditionelle Namen erhalten — schließen sich jenen Reduktionen an. Die Entwickelung der Paar- und Unpaarhufer ist eins der wichtigsten und interessantesten Kapitel der Säuger-Stammesgeschichte, auf das namentlich die Befunde der Paläontologie viel Licht geworfen haben. Waltet bei dieser Entwickelungsrichtung die Tendenz vor, die Extremitäten unter Verkleinerung ihrer Berührungsfläche mit dem Boden immer mehr zu einer reinen Lauf-Extremität zu machen, so schlagen die Primaten eine ganz andere Richtung ein, die zu einer Steigerung der Greiffunktion der Extremitäten, und zwar bei den Affen sowohl der vorderen wie der hinteren, bei dem Menschen nur der vorderen, führt. An der vorderen Extremität gewinnen dabei zwei Einrichtungen eine besondere Bedeutung: die Fähigkeit des Radius, sich um die Ulna zu drehen (Supinationsfähigkeit), und die Fähigkeit des Daumens, von den übrigen Fingern entfernt und ihnen gegenübergestellt (,,opponiert") werden zu können. Die letztere Möglichkeit kommt auch der ersten Zehe des Affenfußes in hohem Maße zu, während sie an dem stützenden Gewölbefuß des Menschen fehlt. Sonst aber bleiben auch zwischen Affenhand und Affenfuß die typischen Unterschiede erhalten, die zwischen Hand und Fuß der übrigen Säuger bestehen und namentlich in einer ganz verschiedenen Anordnung der Hand- und Fußwurzelknochen zum Ausdruck kommen. Beim Menschen gestattet die Ausbildung des Fußes die volle Aufrichtung des Gesamtkörpers auf den hinteren Extremitäten und gewährt damit den vorderen die Möglichkeit, die Funktion von Greiforganen zu ganz besonderer Höhe zu steigern.

3. Muskelsystem.

Elemente des Muskelsystems.

In dem von den Zellen und den Geweben handelnden Abschnitt wurden die Elemente des Muskelsystems, die glatten und die quergestreiften, in ihrem feineren Verhalten geschildert. Von diesen finden sich die glatten Muskelzellen in Form besonderer kleiner Muskelchen in der Haut der Vögel und Säuger als Aufrichter der Federn und Haare (von denen die ersteren eine An-

deutung von Querstreifung zeigen), ferner als innere Augenmuskeln (Muskeln der Regenbogenhaut, Akkommodationsmuskeln, bei den Vögeln ebenfalls mit einer Andeutung von Querstreifung versehen), als kleine Muskeln in der Umgebung der Nasenlöcher bei manchen niederen Wirbeltieren, vor allem aber in weitester Verbreitung in der Wand des Darmkanales, in den Gängen der Atmungs-, Harn- und Geschlechtsorgane, in Drüsen, sowie in den Wandungen der Blut- und Lymphgefäße. Von den quergestreiften Muskelelementen bilden die einen in besonderer Form und Anordnung die unwillkürliche Herzmuskulatur, die anderen die große Menge der willkürlichen Muskeln, die vor allen Dingen am Skelett, aber auch an der Haut und an bestimmten Organen (Augapfel, Zunge, Kehlkopf, Rachen, Ausgang des Darms und der Urogenitalorgane) angeordnet sind. Entwickelungsgeschichtlich gehören fast alle Muskelelemente dem mittleren Keimblatt an, nur die glatten Elemente in den Hautdrüsen der Amphibien, den Schweißdrüsen der Säuger und den Muskeln der Regenbogenhaut des Auges entstammen dem äußeren Keimblatt.

Willkürliche Muskeln. Einteilung.

Die willkürlichen Muskeln, über die allein hier noch einige Bemerkungen angefügt werden sollen, können auf Grund ihrer Herkunft in parietale und viscerale eingeteilt werden. Die parietalen Muskeln entstehen aus den Ursegmenten (s. den Abschnitt über die Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere) und umfassen: die Rumpfmuskeln und ihre Fortsetzungen an der Ventralseite des Halses, dazu das Zwerchfell und die Muskeln der äußeren Geschlechtsorgane, die Muskeln der Zunge, die von der ventralen Halsmuskulatur abstammen, die Muskeln der Extremitäten, die von dem ventralen Teil der Rumpfmuskulatur aus in die Anlagen der Extremitäten einwachsen, und die Muskeln des Auges, die von den Ursegmenten des Kopfes ihren Ursprung nehmen. Die Rumpfmuskulatur läßt in ihren primitiven Zuständen eine deutliche Metamerie, die der des Rumpfskelettes entspricht, erkennen (Fig. 38); bei den höheren Formen wird dieselbe noch in den kurzen Muskeln der Wirbelsäule festgehalten, erfährt aber sowohl dorsal durch Ausbildung längerer, mehrere Segmente überspringender Muskeln wie auch ventral durch Differenzierung der „Bauchmuskeln" eine Störung. Auch die Muskeln der Extremitäten entstehen metamer, von mehreren Ursegmenten aus. Als viscerale Muskeln bezeichnet man die, die aus den Seitenplatten des Mesoderms im Bereiche des Kopfes, d. h. aus den Wandungen der Kopfhöhlen, ihren Ursprung nehmen. Es sind die Muskeln der Schlundbogen: des Kieferbogens (sog. Kaumuskeln), des Zungenbeinbogens und der Kiemenbogen, die bei Fischen eine reiche Entwickelung erfahren. Auch die kleinen Muskelchen der Gehörknöchelchen bei Reptilien, Vögeln und Säugern gehören hierher.

Hautmuskeln.

Von parietalen wie von visceralen Muskeln können besondere Hautmuskeln ihren Ursprung nehmen, die entweder mit einem Ende oder sogar mit beiden sich in der Haut befestigen. Das größte Interesse beansprucht unter diesen die mimische (Ausdrucks-)Muskulatur des Gesichtes der Säuger, die beim Menschen zur höchsten Entfaltung gelangt. Wie ihre Innervation durch den siebten Gehirnnerven andeutet, leitet sie sich her von der Muskulatur des

Zungenbeinbogens, d. h. von einer Muskulatur, die ursprünglich hinter dem Unterkiefer gelegen ist und hier schon bei Reptilien sich über den ganzen Hals ausdehnt und Beziehungen zur Haut besitzt. Auch bei den Säugern behält ein Teil diese Lage am Halse bei, andere Teile wandern dagegen in das Gebiet des Kopfes ein und erlangen in der Umgebung der Augen, der Nase, des Mundes und der Ohren Beziehungen zu der Haut und zu den in dieselbe eingelagerten festeren Teilen (Knorpel der äußeren Nase, Ohrmuschel). So werden sie zu Öffnungs- und Schließmuskeln an den Pforten des Seh-, Geruchs- und Gehörorganes, sowie des Mundes, und beim Menschen endlich zu den Vermittlern der

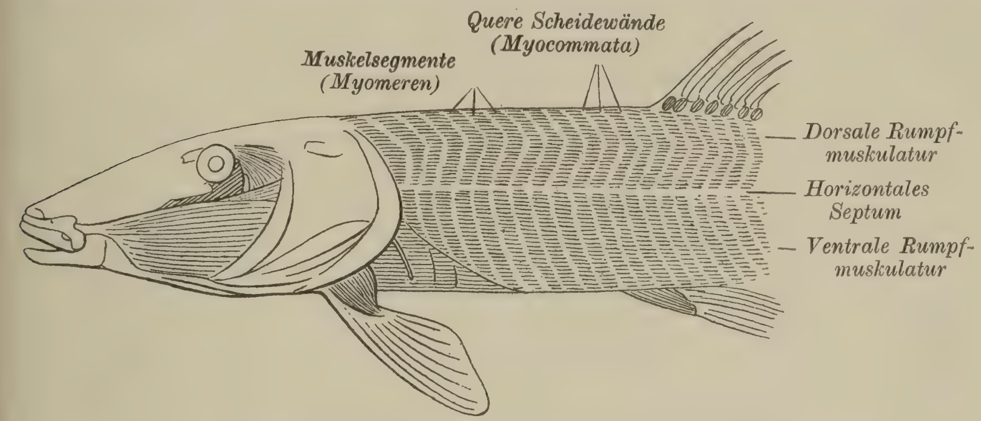


Fig. 38. Seitenstammuskel von Barbus vulgaris. Nach GEGENBAUR.

mannigfaltigen Veränderungen, Furchen- und Falten-Bildungen, die in ihrer Gesamtheit als Mienenspiel bekannt sind.

Als besonders umgebildete Muskeln sind endlich noch die elektrischen Organe zu betrachten, die bei einigen Fischen vorkommen. Wie diese Fische selbst sehr verschiedenen Gruppen angehören (Zitterrochen, Torpedo: Rochen; Zitterwels, Malopterurus: Welse; Zitteraal, Gymnotus: Gymnotiden), so sind auch ihre elektrischen Organe ganz verschieden nach Lage und Innervation und zeigen damit an, daß sie aus der Umwandlung ganz verschiedener Muskeln hervorgegangen sind, somit selbständige Erwerbungen der genannten Fische bilden, nicht aber einen engeren verwandtschaftlichen Zusammenhang derselben zum Ausdruck bringen. Elektrische Organe.

4. Nervensystem.

Mit weitgehenden Aufgaben betraut tritt uns das Nervensystem entgegen, nach innen wie nach außen seine Tätigkeit entfaltend. Im Innern des Organismus beherrscht es die Funktionen der einzelnen Organe, regt sie an, zügelt sie aber auch nötigenfalls und verknüpft sie untereinander zu harmonischem Zusammenwirken; nach außen hin vermittelt es den Verkehr des Organismus mit der Umgebung, führt ihm Eindrücke aus dieser zu und veranlaßt seine Rückwirkungen. Für die Oberleitung aller dieser Funktionen besitzen alle Wirbeltiere ein nervöses Zentralorgan, das Zentralnervensystem, das bei allen Kranioten zwei große Hauptabschnitte, das Aufgaben und Organe des Nervensystems.

Gehirn und das Rückenmark, unterscheiden läßt, an verschiedenen Stellen des Organismus aber außerdem noch über kleinere Stationen, Ganglien (Nervenknoten), verfügt. Durch besondere Leitungsbahnen, Nervenfasern, die in Bündeln, den peripheren Nerven, vereinigt sind, steht es in Verbindung mit allen Organen des Körpers, den Eingeweiden wie den Muskeln und der Haut. Auf der Oberfläche des Körpers wie in seinem Innern bilden sich Sinnesorgane als Aufnahmestationen für Reize, die aus der Außenwelt kommen oder im Organismus selbst ihren Ursprung haben. Das ganze Nervensystem der Wirbeltiere ist in seinen wichtigsten nervösen Teilen eine Bildung des äußeren Keimblattes, doch gewinnt auch das mittlere Keimblatt an dem Aufbau der nervösen Organe einen nicht unbeträchtlichen Anteil.

Entwicklungsgeschichte.

Das Zentralnervensystem entsteht ursprünglich als ein von dem äußeren Keimblatt sich abschnürendes Rohr (Medullarrohr), das vom vorderen bis zum hinteren Ende des Körpers sich erstreckend die Rückenseite desselben bestimmt. Formveränderungen, die zunächst als einfache Blasenbildungen erscheinen, lassen seinen vordersten Abschnitt sich zum Gehirn umgestalten, demgegenüber der größere im Bereiche des Rumpfes gelegene Abschnitt als Rückenmark mehr den ursprünglichen Charakter der einfachen Röhre, freilich mit sehr stark verdickten Wänden und sehr reduziertem Zentralkanal, beibehält. Von Gehirn und Rückenmark nehmen auch die erwähnten vorgeschobenen Stationen, die Ganglien, ihren Ursprung, von denen eine Anzahl, an bestimmten Stellen des Kopfes sowie jederseits in langer Reihe neben der Wirbelsäule gelegen und untereinander vielfach zusammenhängend, den Hauptteil des sog. sympathischen Nervensystems bildet, das gegenüber dem Gehirn und Rückenmark eine gewisse Selbständigkeit erlangt und vor allem in den Eingeweiden, Drüsen, Gefäßen das Verzweigungsgebiet seiner Äste und damit das Bereich seiner Wirksamkeit findet. Die Grundelemente in all diesen Organen sind die Neurone, Nerveneinheiten, die an anderer Stelle geschildert wurden (S. 84ff.).

Die ganze Anlage des Zentralnervensystems stellt anfangs ein einfaches epitheliales, nur von einer Zellschicht gebildetes Rohr (das Medullarrohr) dar. Bald aber verdicken sich die Wände dieses Rohres beträchtlich, indem von jener ersten Zellschicht aus neue zellige Elemente, Nervenbildungszellen, ihren Ursprung nehmen, die sich durch Aussenden von Fortsätzen (Fasern) zu wirklichen Nervenzellen umwandeln. Nervenzellen und Nervenfasern bilden dann einen Mantel um das ursprüngliche Epithelrohr herum, das nach wie vor als einfache Zellschicht (*Ependym*) den Hohlraum des Rohres (im Rückenmark als Zentralkanal, in den einzelnen Abschnitten des Gehirns als Gehirnkammern, Ventrikel, bezeichnet) auskleidet und fasrige Fortsätze seiner Zellen zwischen die Elemente des umgebenden Mantels zur Stütze derselben entsendet. An jenem Mantel aber bilden die zelligen Elemente im Gebiet des Rückenmarkes eine innere, als graue Substanz bezeichnete Schicht, der sich die Nervenfasermassen als weiße Substanz außen auflagern. Im Gebiet des Gehirnes ist diese Anordnung durch Ausbildung neuer Fasermassen vielfach gestört. Bei den

Säugern kommt es auch noch zur Ausbildung sternförmiger, mit reichlichen fasrigen Ausläufern versehener Stützzellen (Nervenkittzellen), die ebenso wie die Nervenbildungszellen von der epithelialen Auskleidung des Nervenrohres ihren Ursprung nehmen. Der geschilderte Entwickelungsgang erleidet nur an einigen Stellen des Gehirns eine Störung, indem hier die Ausbildung von Nervenzellen unterbleibt, und so die Wandung zeitlebens auf dem Zustand einer einfachen Zell-Lamelle, eines „Ependyms", verharrt.

Von den Nervenfasermassen, die aus den Nervenzellen auswachsen, bleiben viele auf das Gebiet des Zentralnervensystems beschränkt und bilden hier kürzere und längere Bahnen, durch die näher oder entfernter gelegene Abschnitte desselben untereinander verbunden werden. Es kommen so Eigenbahnen des Rückenmarkes und des Gehirns sowie Verbindungsbahnen zwischen Rückenmark und Gehirn zustande, und zwar sowohl solche, die auf einer Seite bleiben, als auch sich kreuzende, von einer Seite auf die andere herübertretende, die teils in auf-, teils in absteigender Richtung verlaufen und die Grundlage für die wunderbar verwickelten Leistungen des Zentralnervensystems abgeben. Außerdem aber bilden sich die peripheren Nerven aus, die das Zentralorgan mit den verschiedenen Teilen des Körpers in Verbindung zu setzen und ihm die Herrschaft über diese zu verschaffen haben. Dabei zeigt sich ein Unterschied zwischen den motorischen und den sensiblen Nervenfasern. Die motorischen, vom Zentralorgan nach der Peripherie leitenden Fasern wachsen von Zellen, die im Zentralorgan selbst gelegen sind, aus; wohingegen die Zellen, die den sensiblen Fasern den Ursprung geben sollen, bei den meisten Wirbeltieren zunächst aus dem Zentralorgan ausgeschaltet werden und neben diesem besondere Nervenknoten (Ganglien) bilden, um dann erst zwei Fortsätze entstehen zu lassen: einen, der nach der Peripherie des Körpers auswächst, und einen, der in das Zentralorgan hineinwächst. Die Menge der motorischen Fasern ordnet sich zu einzelnen Bündeln, den motorischen Nervenwurzeln, die sensiblen Fasern bilden in gleicher Weise die sensiblen Nervenwurzeln.

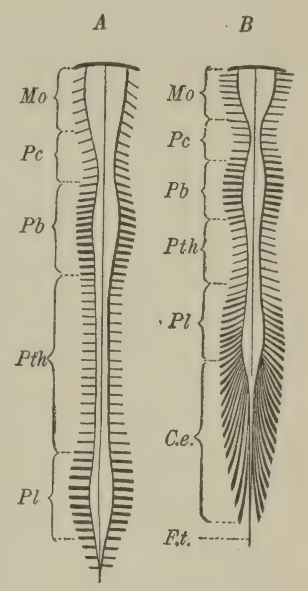


Fig. 39. Zwei verschiedene Formen des Rückenmarkes mit den austretenden Nerven. *A* ein Rückenmark, welches bis zur Schwanzspitze geht, *B* ein anderes, welches weit vor der letzteren aufhört und nur das Filum terminale (*F.t.*) nach hinten entsendet. *C.e.* Cauda equina, *Mo* Medulla oblongata, *Pb* Plexus brachialis, *Pc* Plexus cervicalis, *Pl* Plexus lumbosacralis, *Pth* Pars thoracalis des Rückenmarkes. Nach WIEDERSHEIM.

Rückenmark.

Fassen wir nach diesen allgemein unterrichtenden Vorbemerkungen das Zentralnervensystem noch etwas genauer ins Auge, so finden wir an dem Rückenmark eine wesentlich größere Einförmigkeit der äußeren Form und des inneren Baues als an dem Gehirn. Eingelagert in den Kanal der Wirbelsäule bietet es im allgemeinen die Form eines dicken gegen das hintere Ende sich verjüngenden Stranges, an dem eine ventrale tiefe Furche und eine dorsale flache Rinne die rechte und linke Hälfte oberflächlich voneinander scheiden. Auf

jeder Hälfte werden dann noch durch die ventrale Reihe der motorischen und die dorsale Reihe der sensiblen Nervenwurzeln drei Gebiete voneinander abgegrenzt. Die gleichmäßig nach hinten sich verjüngende Form, die das Rückenmark bei den Fischen besitzt, erfährt eine Störung bei solchen Formen, bei denen die Extremitäten die Aufgabe der Fortbewegung allein oder doch in der Hauptsache übernehmen: es bilden sich hier zwei Anschwellungen des Rückenmarkes, eine vordere und eine hintere, entsprechend den Gebieten, in denen die Nerven der Extremitäten ein- und austreten. Eine andere auffallende, in ihrer Bedeutung noch nicht ganz klare Besonderheit besteht bei manchen Formen (bei manchen Fischen, bei Fröschen, Vögeln, beim Igel, Menschen u. a.) darin, daß das Rückenmark mit dem Wachstum der Wirbelsäule nicht gleichen Schritt

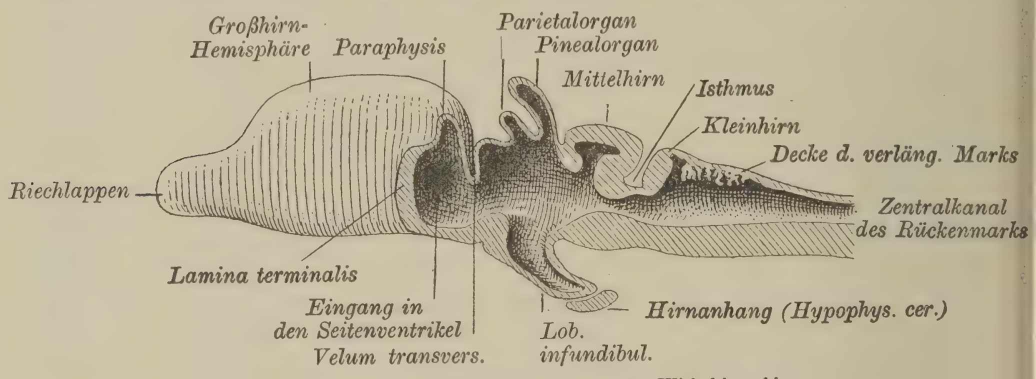


Fig. 40. Schematischer Medianschnitt durch das Wirbeltiergehirn.

hält, so daß es im erwachsenen Zustand schon mehr oder minder weit vorn in dem Wirbelkanal sein hinteres Ende erreicht und nur durch einen dünnen Ependymfaden bis zu dem hinteren Ende der Wirbelsäule fortgesetzt wird. Eine Folge davon ist, daß auch eine große Anzahl der Rückenmarksnerven von ihrem weit vorn gelegenen Ursprung aus erst eine längere Strecke in dem Wirbelkanal nach hinten verlaufen müssen, ehe sie zu den für sie bestimmten Öffnungen gelangen. Sie bilden so im hinteren Abschnitt des Wirbelkanals ein Bündel, dem man den Namen ,,Pferdeschweif" (Cauda equina) gegeben hat.

Gehirn. Eine viel größere Mannigfaltigkeit der besonderen Ausbildung als das Rückenmark bietet das Gehirn der Wirbeltiere dar. Eine erste Andeutung von ihm ist sogar schon bei dem schädellosen Amphioxus vorhanden, indem hier in dem vorderen Ende des Nervenrohres, das im allgemeinen den Charakter eines Rückenmarkes besitzt, eine Erweiterung des Zentralkanales sich findet, die den Vergleich mit einem Gehirnventrikel nahelegt. Es ist gar nicht unmöglich, daß die Einfachheit dieser Bildung zum Teil auf einer Rückbildung beruht. Durchaus übereinstimmend ist aber der Grundplan, nach dem das Gehirn bei allen Kranioten gebildet ist. Aus drei blasenförmigen Auftreibungen, die hintereinander am vorderen Abschnitt des Nervenrohres entstehen (den drei primären Gehirnbläschen: Vorder-, Mittel-, Hinterhirnbläschen), gehen durch weitere Umgestaltungen des ersten und des dritten die definitiven Abschnitte des Gehirns hervor, die in der Reihenfolge von hinten nach vorn

bezeichnet werden als: 1. Nachhirn oder verlängertes Mark, 2. Hinter- oder Kleinhirn, 3. Rautenhirnenge — diese drei auch zusammengefaßt als Rautenhirn —, 4. Mittelhirn, 5. Zwischenhirn, 6. Endhirn mit einem hinteren größeren Abschnitt, dem Hemisphärenhirn, und einem vorderen kleineren Abschnitt, den beiden Riechlappen. Die ersten fünf dieser Abschnitte sind unpaar; das Endhirn, das mit dem Zwischenhirn aus dem primären Vorderhirnbläschen entsteht, wird dagegen gewöhnlich in zwei seitliche Hälften zerlegt, von denen eine jede sich in den größeren hinteren Teil, die Großhirnhemisphäre, und den kleineren vorderen Teil, den Riechlappen, gliedert. Durch alle diese Abschnitte setzt sich der Zentralkanal des Rückenmarks erweitert fort, die verschiedenen Ventrikel bildend, von denen einige noch besondere, ursprünglich für das menschliche Gehirn geschaffene Namen besitzen: vierter Ventrikel oder Rautengrube (= Ventrikel des Rautenhirns), Sylvische Wasserleitung (= Ventrikel des Mittelhirns), dritter Ventrikel (= Ventrikel des Zwischenhirns), Seitenventrikel (die Ventrikel der Großhirnhemisphären).

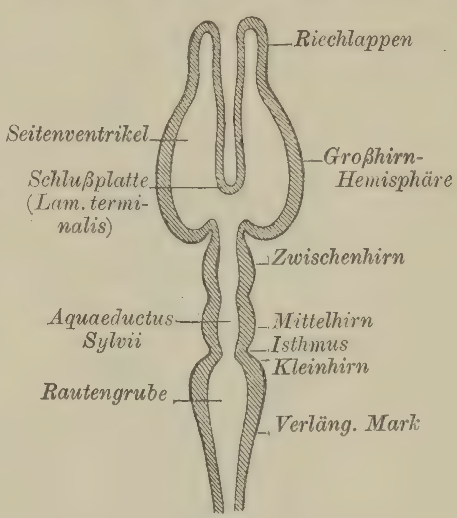


Fig. 41. Schematischer Horizontalschnitt durch das Wirbeltiergehirn.

Der geschilderte Grundplan beherrscht den Aufbau des Gehirns bei sämtlichen Kranioten; seine Durchführung im besonderen bietet aber viele Abweichungen und läßt die Gehirne der einzelnen Formabteilungen sehr verschiedenartig erscheinen. Jeder einzelne Gehirnteil erfüllt ganz bestimmte Aufgaben, enthält ganz bestimmte nervöse Zentralstationen und steht mit ganz bestimmten Teilen des Körpers in engerer Verbindung, und daraus ergibt sich eben, daß ein jeder auch für sich abändern und bei allem Zusammenhang, der zwischen ihm und den anderen Teilen besteht, doch bis zu einem gewissen Grade seinen eigenen Entwickelungsweg gehen kann. Von einer gleichmäßig fortschreitenden Entwickelung des Gehirns in allen seinen Teilen kann man nicht reden. So ist auch das Gehirn des Menschen, dem wir so leicht geneigt sind, die höchste Stellung zuzuschreiben, zwar in der Ausbildung und Leistungsfähigkeit des Großhirns in der Tat das höchststehende, besitzt aber z. B. dem Gehirn des Hundes gegenüber geringer entfaltete Riechlappen, da eben das Geruchsvermögen des Menschen dem des Hundes unterlegen ist.

Verhältnismäßig am einförmigsten verhält sich das verlängerte Mark, in dem sich ganz regelmäßig der Zentralkanal des Rückenmarkes zu einer „Rautengrube" erweitert, deren Decke stets auf dem Zustand einer durch zahlreiche Blutgefäße vielfach gefalteten Epithellamelle stehen bleibt, und in dem außerdem die Zentra einer Anzahl der wichtigsten Hirnnerven gelegen sind: des 6., 7., 8., 9., 10., 11. und, wo vorhanden, auch des 12. Hirnnervenpaares.

Größere Verschiedenheiten schon, von denen einige wohl mit der Funktion der Gleichgewichtserhaltung zusammenhängen, zeigt das davor gelegene Kleinhirn, das aus seinem ventralen Gebiet den 5. Hirnnerven austreten läßt. Wieder mehr einförmig, als eingeschnürte Stelle des Gehirns, erscheint die Rautenhirnenge, an deren Dorsalseite der 4. Hirnnerv das Gehirn verläßt. Dagegen ist das Mittelhirn, dessen Decke zwei halbkuglige Vorwölbungen, die Sehlappen, entwickelt, wieder recht verschieden in seiner Entfaltung, was sich in erster Linie durch seine Beziehungen zum Sehvermögen erklärt. Bei Knochenfischen und Vögeln erreicht es eine besonders starke Entwickelung, wohingegen es bei Säugern wieder mehr zurücktritt. Aus seinem ventralen Gebiet tritt der dritte Hirnnerv heraus. In formaler Hinsicht der komplizierteste Gehirnteil ist das Zwischenhirn, mit dem die Reihe der unpaaren Hirnabschnitte vorn abschließt. Aus ihm entstehen schon frühzeitig durch Ausstülpungen die beiden primären Augenblasen, die die ersten Anlagen der paarigen Augen bilden; an seiner Decke entstehen ferner drei hintereinander gelegene unpaare handschuhfingerförmige Ausstülpungen, die als Paraphyse, Parietalorgan, Zirbel bezeichnet werden, und von denen wenigstens die beiden letzten mit Recht als ursprüngliche Sinnesorgane gelten dürfen, ja bei manchen Formen jetzt noch als solche funktionieren (s. Sehorgane), während für die zuvorderst gelegene Paraphyse, die durch starke Blutgefäßentwickelung zu einem großen „Adergeflechtsknoten" werden kann, die gleiche Auffassung doch noch zweifelhaft ist. Den Ausstülpungen stehen, ebenfalls am Dache des Zwischenhirnes, zwei Einstülpungen der dünnen Decke gegenüber, die mit ihrer starken Blutgefäßentwickelung vielleicht für die Erneuerung der in dem Ventrikelsystem des Gehirns befindlichen Flüssigkeit eine Bedeutung besitzen. In den Seitenteilen des Zwischenhirnes bilden sich wichtige Endstationen für den Sehnerven aus, und am Boden endlich entsteht als besondere Ausbuchtung der Trichterlappen, der besonders bei Fischen bedeutende Dimensionen erreicht, und dem sich der vom Dach der Mundhöhle aus entstehende Hirnanhang, ein Organ von drüsiger Struktur, eng anlegt. Erst mit dem Hemisphärenhirn haben wir den Hirn-

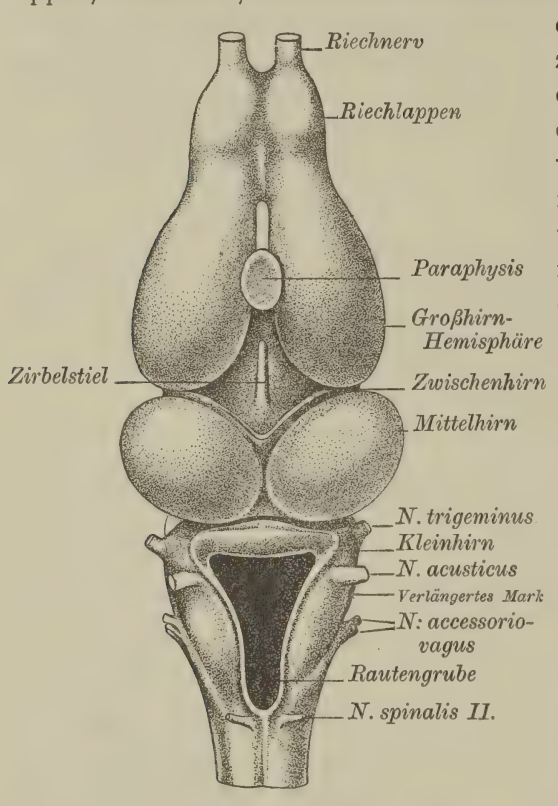


Fig. 42. Gehirn des Frosches, von oben. Nach dem von F. ZIEGLER hergestellten Modell.

teil erreicht, dessen gewaltiger Entfaltung der Mensch seine beherrschende Stellung in der Schöpfung verdankt. In dem dorsalen oder Mantelteil der Großhirnhemisphären kommt es von den Reptilien an zur Ausbildung einer Großhirn-Rinde, an die wir die psychischen Funktionen geknüpft annehmen müssen. Die verschiedenen Säuger lassen die allmählich zunehmende Vergrößerung des Hirnmantels gut erkennen. Während er bei manchen von ihnen sich nach hinten höchstens bis über das Zwischenhirn ausdehnt, das Mittelhirn aber frei läßt, erstreckt er sich bei anderen auch über dieses hinweg bis zur Berührung mit dem Kleinhirn, und bei noch anderen, vorzüglich beim Menschen, deckt er auch dieses, so daß bei der Betrachtung des Gesamtgehirnes von oben her überhaupt nur die Mantelteile der Hemisphären sichtbar sind. Eine andere Verschiedenheit der Hemisphärenmäntel der Säuger betrifft die Oberfläche derselben, die entweder glatt oder mit zahlreichen, gesetzmäßig angeordneten, durch Furchen getrennten Windungen versehen ist. Im allgemeinen darf in dieser Furchenbildung wohl ein Mittel zur Vergrößerung der grauen Hirnrinde gesehen werden, doch ist damit nicht gesagt, daß die furchenreicheren Gehirne stets die intelligenteren seien im Verhältnis zu den furchenärmeren. Wie der Mantelteil der Hemisphären bei den Säugern zu ganz besonderer Entfaltung gelangt, so wird er andererseits bei den Knochenfischen ganz rudimentär und auf eine dünnwandige ungeteilte Epithelblase reduziert. — Die beiden Riechlappen endlich, die sich vorn den Hemisphären anschließen, und in denen die Fasern der Riechnerven endigen, sind in ihrer Ausbildung von der des Geruchsorganes abhängig, daher bei den Säugern besonders mächtig, wenn sie hier nicht, wie bei Affen, Delphinen und in geringerem Grade auch beim Menschen, Rückbildungen erleiden. In ihrer Form sind sie in bemerkenswerter Weise von der Form des Schädels und in letzter Instanz auch von dem Verhalten der Augen abhängig.

Peripheres Nervensystem.

Über das periphere Nervensystem müssen hier einige kurze Andeutungen genügen. Es umfaßt 1. die vom Rückenmark abgehenden und im Bereich der Wirbelsäule austretenden Nerven: Rückenmarks- (Wirbelsäulen-) oder spinalen Nerven; 2. die vom Gehirn abgehenden und durch den Schädel austretenden Nerven: Gehirn- (Schädel-) oder cerebralen (kranialen) Nerven; 3. das im Bereiche des Rumpfes wie in dem des Kopfes vorhandene, von den beiden erstgenannten Gruppen abstammende, ihnen gegenüber aber zu besonderer Selbständigkeit gelangte Eingeweide- oder sympathische Nervensystem. Die beiden ersten Gruppen werden auch als Cerebrospinalnerven zusammengefaßt und als solche dem sympathischen Nervensystem gegenübergestellt.

Aus dem, was früher über das Verhältnis der Wirbelsäule zum Schädel und über die Grenze beider gegeneinander gesagt wurde, ergibt sich, daß auch die Grenze der Rückenmarks- gegen die Schädel-Nerven bei den einzelnen Schädeltieren nicht konstant ist. So bilden die Nerven, die bei Reptilien, Vögeln und Säugern als letzte „Gehirnnerven" den hintersten Teil des Schädels verlassen, bei den Amphibien noch die vordersten freien „Rückenmarksnerven", da der

Skelettabschnitt, der hier den vordersten Teil der Wirbelsäule bildet, dort als hinterster Teil der Hinterhauptregion dem Schädel einverleibt ist. Mit anderen Worten: bei verschiedenen Schädeltieren werden die hintersten „Gehirnnerven" durch Nerven dargestellt, die früher einmal freie „Rückenmarksnerven" waren und es bei manchen Formen auch jetzt noch sind.

Rückenmarksnerven.

Bei weitaus den meisten Wirbeltieren — Amphioxus und die Rundmäuler ausgenommen — verhalten sich die Rückenmarksnerven an ihrem Ursprung alle in gleicher gesetzmäßiger Weise. Auf jedes Körperglied (Metamer) kommt

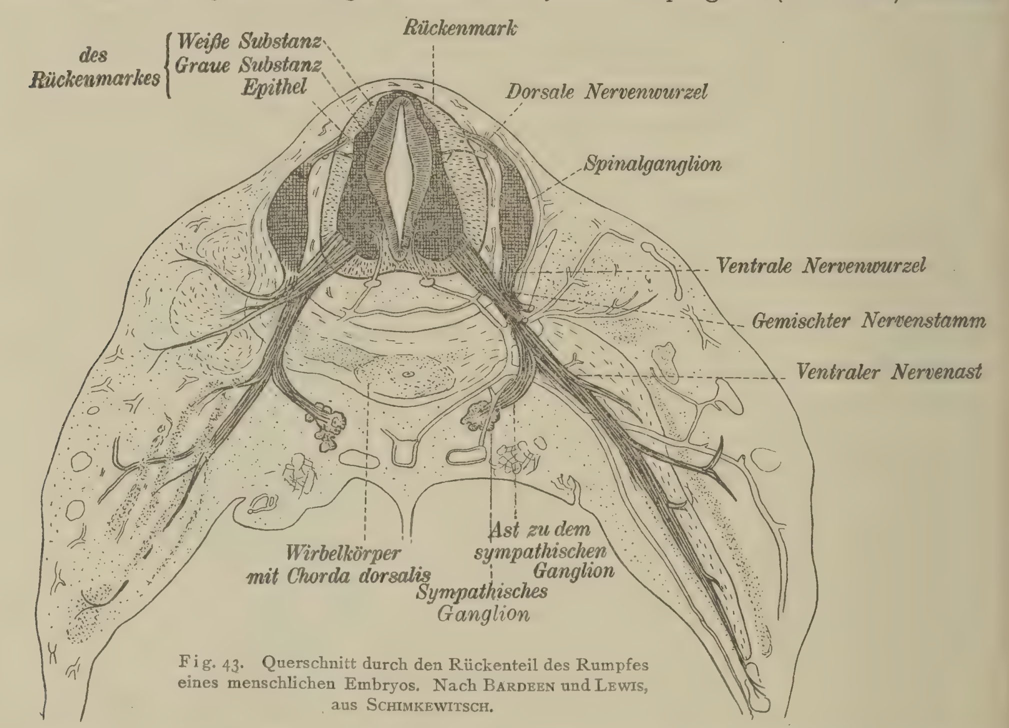


Fig. 43. Querschnitt durch den Rückenteil des Rumpfes eines menschlichen Embryos. Nach BARDEEN und LEWIS, aus SCHIMKEWITSCH.

ein Nervenpaar, dessen beide Nerven (der rechte wie der linke) aus je zwei Wurzeln, einer ventralen motorischen und einer dorsalen sensiblen, entstehen. Die ventrale Wurzel verläßt das Rückenmark an dessen Ventralseite, die dorsale an der Dorsalseite; die letztere ist mit einer Anschwellung, einem Ganglion versehen, das die eigentlichen Ursprungszellen der sensiblen Nervenfasern enthält. Jenseits dieses Ganglion vereinigt sich die sensible Wurzel mit der motorischen zu einem gemischten (d. h. motorische wie sensible Fasern enthaltenden) Stamm, von dem sehr bald drei Äste abgehen: je einer zu der Rück- und der Bauchseite des Körpers und einer, der das sympathische Nervensystem bilden hilft. Von den der Bauchseite zugeteilten Ästen gehen auch die für die Gliedmaßen bestimmten Nerven ab, die stets aus den Wurzeln mehrerer Segmente ihre Fasern beziehen, indem Äste mehrerer hintereinander gelegener Rückenmarksnerven zusammentreten und so ein Nervengeflecht (einen *Plexus*) bilden, in dem eine neue Anordnung der Fasern stattfindet, und aus dem dann die neugebildeten Äste in die Extremitäten eintreten. Diese Plexus der Ex-

tremitätennerven, deren es somit zwei, einen vorderen und einen hinteren, gibt, weisen darauf hin, daß eine jede Extremität mehreren Rumpfmetameren angehört — wie ja auch ihre Muskulatur mehreren Ursegmenten entstammt —; ihre besondere Zusammensetzung aus den Nerven mehr vorn oder mehr hinten gelegener Körpersegmente weist auf die Verschiebungen hin, die die Extremitäten bei den einzelnen Wirbeltieren erfahren haben.

Die Gehirn- oder Schädelnerven scheiden sich in zwei durch ihre Beziehungen zu den Gebieten des Schädels gekennzeichnete Gruppen. Die vordere derselben bilden die dem „Urschädel" angehörigen Nerven („paläokraniale", „Urschädel"-Nerven), die zweite wird durch jene Nerven dargestellt, die im Bereich der Hinterhauptregion austreten und, entsprechend der Herkunft der letzteren, früher vorderste Rückenmarksnerven waren („neokraniale", „Neuschädel"-, „Hinterhaupts"-, „spino-occipitale Übergangs"-Nerven). Da bei den Rundmäulern der Schädel lediglich ein „Urschädel" ist, dem sich noch keine Wirbelsäulenteile angeschlossen haben, so kommen ihnen auch nur die Urschädel-Nerven zu. Gehirnnerven.

Von den in der Zehnzahl auf jeder Seite vorhandenen Urschädelnerven verbindet der vorderste als Riechnerv (*Nervus olfactorius*) das Geruchsorgan mit dem Riechlappen des Gehirns; der zweite, der eigentlich die Bedeutung eines Gehirnteiles besitzt (s. Sehorgan), ist der Sehnerv (*N. opticus*); der dritte, vierte und sechste (*N. oculomotorius*, *N. trochlearis*, *N. abducens*) gehen zu Augenmuskeln und haben somit die Bedeutung von Augenbewegungsnerven; der fünfte oder dreigeteilte Nerv (*N. trigeminus*) enthält in seinen drei Ästen wesentlich Empfindungsnerven für das Gebiet der Stirn, der Nase, des Auges, des Ober- und Unterkiefers, in seinem dritten Ast aber auch die Bewegungsnerven für die meisten Unterkiefermuskeln; der siebente verdankt seinen Namen Gesichtsnerv (*N. facialis*) seinem Verhalten beim Menschen, wo er in der Tat in der Ausdrucksmuskulatur des Gesichtes ein weites Verbreitungsgebiet für die in ihm enthaltenen Bewegungsfasern besitzt, während er bei niederen Wirbeltieren dem Gesicht noch fremd bleibt und vor allem im Gebiet des Zungenbeinbogens seine noch spärlichen Bewegungs- und viel zahlreicheren Empfindungsfasern verbreitet; der achte oder Hörnerv (*N. acusticus*), der engere Beziehungen zu dem siebenten Nerven besitzt, verbindet das Labyrinthorgan mit dem Gehirn und steht demzufolge nicht nur im Dienste der Hör-, sondern auch in dem der statischen Funktion; der neunte (*N. glossopharyngeus*) versorgt bei Fischen die Gebilde des ersten eigentlichen Kiemenbogens mit Bewegungs- und Empfindungsfasern und findet bei den höheren, landlebenden Wirbeltieren als Zungen-Rachen-Nerv sein Verbreitungsgebiet in den Organen, die sein Name nennt; der zehnte endlich (*N. accessorio-vagus*) ist bei Fischen der Nerv der Kiemenbogen, vom zweiten an, und dehnt im übrigen sein Gebiet weit aus: auf die Lunge bei lungenatmenden Formen, auf das Herz, selbst den Magen und Darm. Bei höheren Wirbeltieren sondert er sich in zwei Nerven, die als zehnter und elfter gezählt werden; von diesen enthält der zehnte alle die zu jenen genannten, vom Kopfe entfernten Gebieten

verlaufenden Fasern und trägt daher mit Recht den Namen eines herumschweifenden Nerven (*N. vagus*), während sich in dem elften oder Beinerven (*N. accessorius*) nur ein kleiner Teil, für gewisse Muskeln bestimmter, Bewegungsnerven abgesondert hat. Dem zehnten Nerven entspringt bei den Fischen noch ein sehr merkwürdiger Ast, der Seitennerv, der bis zur Schwanzspitze hin kleine Sinnesorgane der Haut versorgt. Er schließt sich damit drei anderen Nerven an, die als Äste des siebenten Hirnnerven bei den Fischen zu den gleich gebauten Sinnesorganen im Kopfgebiet gehen. Bei den landlebenden Wirbeltieren gehen mit den genannten Sinnesorganen auch die zugehörigen Nerven zugrunde, und es bleibt nur ein Nerv übrig, den man seinem ganzen Verhalten nach mit jenen Hautsinnen-Nerven auf eine Stufe zu stellen berechtigt ist: der achte Hirnnerv (Gehörnerv).

Neuschädelnerven (*neokraniale N.*) finden sich schon bei Haien in größerer Anzahl, da ja schon hier eine auf Wirbelsegmente zurückzuführende Hinterhauptsregion besteht. Bei Vögeln, Reptilien und Säugern sind diese den Haien zukommenden verschwunden oder nur noch embryonal nachweisbar; dagegen sind drei andere, weiter hinten folgende Nerven in den Schädel aufgenommen und bilden zusammen den sog. zwölften Hirnnerven (*N. hypoglossus*), der als Zungenfleischnerv vor allen Dingen die Muskeln der Zunge versorgt.

Die Unterscheidung zwischen den Nerven des ursprünglichen und denen des neuen Schädelgebietes wird übrigens nicht nur durch das Verhalten zu dem Kopfskelett gefordert, sondern prägt sich auch in dem entwickelungsgeschichtlichen Verhalten beider Gruppen von Nerven aus: während die neokranialen Nerven darin dem Schema der Rückenmarksnerven folgen und somit anfangs wenigstens eine ventrale und eine dorsale (mit Ganglion versehene) Wurzel erkennen lassen, entwickeln sich die Nerven des Urschädelgebietes in einer davon abweichenden, ihnen eigenen Weise.

Sympathicus.

Als ein zu selbständiger Bedeutung gelangter Abkömmling des Gehirn- und Rückenmarksnerven-Systems erscheint endlich das sympathische oder Eingeweide-Nervensystem, das schon bei Rundmäulern sich zu sondern beginnt. Bei den höheren Formen findet sich gewöhnlich jederseits von der Wirbelsäule ein Grenzstrang, bestehend aus einer Reihe von Nervenknoten, die sowohl untereinander wie mit den Rückenmarksnerven zusammenhängen, und von denen Äste zu den Gefäßen, Eingeweiden, Drüsen abgehen. Auch in den Verlauf der Äste sind vielfach noch Nervenzellen, einzeln oder gruppenweise als Ganglien, eingelagert. Solche sympathische Ganglien finden sich auch im Bereiche des Kopfes, wo sie mit gewissen Gehirnnerven verbunden sind.

5. Sinnesorgane.

5. Sinnesorgane. Allgemeiner Bau, Verteilung.

Einrichtungen zur Aufnahme von Reizen, die weiterhin dem Zentralnervensystem auf dem Wege der peripheren Nervenfasern zugeleitet werden, finden sich an der äußeren Oberfläche wie im Innern des Körpers. In ihrer einfachsten Form werden sie durch freie Endigungen der sensiblen Nerven gebildet, wie sie sich in verschiedenen Epithelien (der äußeren Haut, der Hornhaut des

Auges, der Mundschleimhaut u. a.) und im Bindegewebe verschiedener Organe (z. B. der Muskeln, der Lunge u. a.), also in Abkömmlingen des äußeren und des mittleren Keimblattes, finden. Auf die höhere Stufe eigentlicher Sinnes-Organe erheben sich diese Einrichtungen, wenn die ektodermalen oder mesodermalen Gewebselemente in der Umgebung jener letzten Nervenendigungen entweder als Sinneszellen selbst die erste Aufnahme der nervösen Reize übernehmen oder aber besondere schützende oder die Reizaufnahme vermittelnde oder begünstigende Hüllen um die Nervenenden bilden. Von den Sinneszellen aus erfolgt die Weitergabe des Reizes auf die Nervenenden einfach durch Kontakt. Bei weitem die meisten Sinnesorgane der Wirbeltiere folgen in ihrem Bau diesem Prinzip: der Reiz wird unmittelbar oder mittelbar von freien Nervenendigungen aufgenommen. Eine grundsätzliche Sonderstellung nimmt nur das Geruchsorgan ein: hier müssen die den Reiz aufnehmenden Riechzellen, die im Gebiete des äußeren Keimblattes entstehen, geradezu als Nervenzellen betrachtet werden: die Nervenfaser, die den Reiz weiter zu leiten hat, steht mit der Zelle nicht durch Berührung in Verbindung, sondern ist ein wirklicher Fortsatz derselben und wächst unmittelbar von ihr aus.

Herkunft.

An der Herstellung der Sinnesorgane hat das äußere Keimblatt den Hauptanteil. Nicht nur gehören diesem die Nervenfasern und ihre Endigungen an, sondern auch die meisten Sinneszellen entstammen ihm, wie das ja schon dadurch bedingt ist, daß der Bedeutung der Sinnesorgane entsprechend die äußerste Oberfläche des Körpers ganz besonders für die Ausbildung solcher Reizaufnahmestationen prädestiniert ist. Denn hier ist durch die Beziehungen zur Außenwelt das größte Bedürfnis für dieselben gegeben. Eine interessante Besonderheit bieten die Sehorgane der Wirbeltiere: ihre wichtigsten lichtperzipierenden Elemente nehmen zwar auch von dem äußeren Keimblatt ihre Entstehung, aber von dem Gebiet desselben, das zur Bildung des Zentralnervensystems eingefaltet wird, sie sind somit an das letztere geknüpft. Außer dem äußeren Keimblatt kann auch noch das mittlere an der Herstellung von Sinnesorganen teilnehmen; selten durch Ausbildung wirklicher Sinneszellen (in den unten zu erwähnenden Grandryschen Körperchen), häufiger durch Ausbildung von allerlei Hilfs-, namentlich Schutzeinrichtungen jener Organe.

Einteilung.

Nach der Größe, der Einfachheit oder Komplikation des Baues, und der physiologischen Wertigkeit können die Sinnesorgane als niedere und höhere unterschieden werden.

Niedere Sinnesorgane.

Zu den niederen Sinnesorganen gehören die dem Tast-, Druck-, Temperatur-, Geschmackssinn dienenden Einrichtungen, ferner gewisse Organe der wasserlebenden Anamnia, die wohl für die Perzeption von Erschütterungen (Wellenbewegungen) des Wassers bestimmt sind, und endlich zahlreiche im Innern des Körpers an verschiedenen Stellen angebrachte Körperchen, von denen den einen Registrierung der Blutdruckschwankungen, anderen die der Größe der Muskeldehnung und des Muskeldruckes zugeschrieben wird, während für manche die besondere Bedeutung noch unklar ist. Die schon erwähnten

freien Nervenendigungen in verschiedenen Epithelien und Bindegewebspartien stellen die primitivsten Einrichtungen dieser Art dar. Von den Organen, in denen besonders differenzierte Sinneszellen die Aufnahme des Reizes besorgen, besitzen die oben genannten, vermutlich für Wellenbewegungen des Wassers bestimmten Organe ein besonderes Interesse. Eine Gruppe von Sinneszellen, die umgewandelte Oberhautzellen darstellen, bildet mit anderen Zellen der gleichen Herkunft, die sich aber nur als schützender Mantel um jene herumlegen, einen kleinen Sinnes- oder Nervenhügel, der entweder seine Lage frei auf der äußeren Haut beibehält, oder durch Einfaltung der letzteren in die Tiefe unter die Oberhaut eingesenkt wird. Rundmäuler, alle Gruppen der kiefermäuligen Fische, die wasserlebenden Amphibien und Amphibienlarven besitzen diese Hautsinnesorgane in bestimmter gesetzmäßiger Anordnung am Kopfe wie am übrigen Körper; am Rumpfe speziell jederseits in einer bis zum Schwanze hinziehenden Linie, der sogenannten Seitenlinie, die jenen Organen auch den Namen Seitenorgane verschafft hat. Bei den kiefermäuligen Fischen finden sich die meisten dieser Organe in Kanälen („Schleimkanälen"), die unter der Haut gelagert sind und nur in bestimmten Abständen durch kleine Querkanäle sich auf dieser öffnen, so dem Wasser den Zutritt zu den Sinnesorganen gestattend. Bei den Knochenfischen (teilweise auch schon bei Ganoiden) sind diese Kanäle am Kopf in die Kopfknochen, am Rumpf in die Schuppen eingebettet; die Schuppen, die den Kanal der Seitenlinie enthalten, machen sich schon für das bloße Auge durch ihre Durchlöcherung bemerkbar. Den Sinneshügeln ähnlich sind die Endknospen, die als Geschmacksorgane vor allem in der Mundhöhle in weiter Verbreitung vorkommen, bei Fischen aber auch auf der Oberfläche des Körpers, besonders in der Umgebung des Mundes sich finden und wohl auch hier die Aufgabe einer Kontrolle der chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums erfüllen.

Bei den terrestrischen Wirbeltieren liegen die Hautsinnesorgane nicht mehr oberflächlich, sondern mehr in die Tiefe verlagert: als Tastzellen in den unteren Schichten der Epidermis hier und da, als besondere Tastkörperchen mit komplizierter Struktur in der Lederhaut, als Kolbenkörperchen ebenfalls in der Lederhaut oder im Unterhautbindegewebe. Besondere Formen der eigentümlich gebauten Kolbenkörperchen finden sich auch im Innern des Körpers, in der Umgebung der Gelenke, in der Auskleidung der Bauchhöhle, innerhalb mancher Organe. Eine eigene Art Tastkörperchen, an deren Aufbau Tastzellen bindegewebiger Abstammung teilnehmen, kommt bei Vögeln, besonders in der Wachshaut des Schnabels, vor (Grandrysche Körperchen). Weitere eigentümliche hierher gehörige Nervenendapparate sind schließlich die Muskel- und Sehnenspindeln. Am Aufbau aller dieser Gebilde, soweit sie innerhalb des Bindegewebes liegen, sind mesodermale Elemente wesentlich beteiligt.

Höhere Sinnesorgane. Labyrintorgan.

Von den höheren Sinnesorganen (Labyrinth-, Seh-, Geruchsorgan) schließt sich hier zunächst das beim Amphioxus fehlende Labyrinthorgan an, da es morphologisch in die Gruppe der oben genannten Seitenorgane gehört, gewissermaßen eine besonders hohe Ausbildungsform eines solchen darstellt.

Diese Auffassung wird vor allem begründet durch die Natur des achten Gehirnnerven, in dessen Endgebiet es sich ausbildet: wie schon oben gesagt, gehört derselbe mit den Nerven der übrigen Seitenorgane zu einem besonderen System zusammen. Seiner funktionellen Bedeutung nach ist das Labyrinthorgan dem statischen Sinn (Raumsinn, Gleichgewichtssinn) sowie dem Gehörsinn vorgeordnet. Im Dienste des letzteren bildet es die sog. innere Ohrsphäre, der sich in der aufsteigenden Wirbeltierreihe noch eine mittlere und eine äußere anschließen. Verglichen mit einem einfachen Seitenorgan bietet das Labyrinthorgan freilich recht beträchtliche Komplikationen dar. Nur in seiner ersten Anlage, die als eine sich bald zu einem kleinen Grübchen (Hörgrübchen) einsenkende Verdickung des äußeren Keimblattes jederseits im hinteren Teil des Kopfes auftritt, ist es jenen vergleichbar; weiterhin aber schlägt es seinen selbständigen Weg zu höherer Entfaltung ein. Das kleine Grübchen senkt sich tiefer unter die Haut ein und gestaltet sich durch Faltenbildungen, Abschnürungen und Verwachsungen zu einem kompliziert geformten Bläschen oder Säckchen um, das eben wegen dieser merkwürdigen Form den Namen häutiges Labyrinth bekommen hat. Anfangs nur aus einer einfachen ektodermalen Zellschicht bestehend, erhält es weiterhin von dem umgebenden Bindegewebe eine etwas festere Wandung. Durchgehends, bei allen Wirbeltieren, sind an ihm nach seiner Vollendung zwei Hauptabschnitte, ein oberer und ein unterer, unterscheidbar (Fig. 44). An dem oberen bildet der sog. Utriculus den Hauptteil, dem sich die drei halbzirkelförmigen Kanäle oder Bogengänge — als vorderer, hinterer, seitlicher unterschieden — anschließen; an dem unteren ist der Hauptraum der mit dem Utriculus kommunizierende Sacculus, der als anfangs kleine halbkuglige Ausbuchtung die sogenannte Lagena entwickelt. Von den Reptilien an wächst diese beträchtlich zu einem längeren Kanal, dem Schneckenkanal, aus, so benannt, weil er sich bei den Säugern unter weiterer Verlängerung schneckenhausartig in eine Anzahl Windungen legt. Zu dem geschilderten Bläschen tritt der achte Gehirnnerv, in mehrere Zweige geteilt, heran; an seinen Endigungen differenzieren sich die das Säckchen auskleidenden Epithelzellen zu besonderen Nervenendstellen. Bei den Fischen sind es sieben (drei in besonderen Erweiterungen der Bogengänge, drei durch Übereinstimmung des Baues ausgezeichnete in dem Utriculus, dem Sacculus und der Lagena und

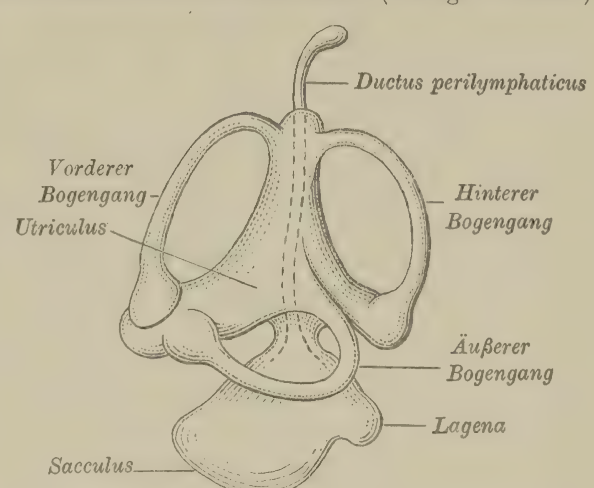


Fig. 44. Halbschematische Darstellung des häutigen Gehörorganes (Labyrinthes) der Wirbeltiere. Linke Seite von außen. Nach WIEDERSHEIM.

dazu noch eine besondere im Sacculus); bei Amphibien, Reptilien und Vögeln gesellt sich am Anfangsteil der Lagena eine achte hinzu, die dann mit Auswachsen der Lagena ebenfalls sich vergrößert und bei den Säugern das sogenannte Cortische Organ, das eigentliche Organ des Hörens, bildet. Durch Rückbildung zweier anderer Endstellen wird bei den Säugern die Gesamtzahl derselben auf sechs verringert. Die Mehrzahl der erwähnten Nervenendstellen steht wohl in erster Linie im Dienste der statischen Funktion; einige von ihnen werden durch Kalkauflagerungen, die entweder feste Steine (Otolithen, Gehörsteine) oder breiige Massen bilden, für ihre Funktion besonders tauglich gemacht. Abgesehen von diesen Kalkmassen bildet eine Flüssigkeit, die Endolymphe, den Inhalt des häutigen Labyrinths; auch dieser kommt durch die Schwankungen, die sie erleidet, eine Bedeutung für die Funktion gewisser Nervenendstellen zu.

Die kalkabsondernde Fähigkeit gewisser, das Labyrinthbläschen auskleidender Zellen, auf die die Anwesenheit der Otolithen hinweist, wird bei manchen Amphibien und Reptilien noch in besonderer Weise ausgenutzt. Bei der Einsenkung des Labyrinthbläschens unter die Haut zieht sich die ursprüngliche Verbindungsstelle desselben mit dem Ektoderm zu einer langen schornsteinförmigen Röhre, dem Ductus endolymphaticus, aus, der bei Haien zeitlebens offen bleibt und so das Innere des häutigen Labyrinths mit dem Wasser in Verbindung setzt, meist aber sich völlig abschnürt. Dieser blind endigende Gang nun wächst z. B. bei Fröschen und manchen Geckoarten sehr stark aus, in den Schädel, ja selbst in die Wirbelsäule und durch die Nervenlöcher derselben in die Bauchhöhle bei Fröschen, an den Hals bei manchen Geckonen, und bildet an den genannten Stellen mit Kalk gefüllte Säckchen, die natürlich zu den eigentlichen Funktionen des Labyrinthorganes keine Beziehung mehr haben, sondern lediglich Kalkreservoirs darstellen. Ihre spezielle Bedeutung ist wohl noch nicht ganz klar; bei Fröschen stehen sie vielleicht zu der Bereitung der Geschlechtsprodukte während des Winterschlafes in Beziehung.

Das hier in aller Kürze geschilderte häutige Labyrinth wird schon von den Cyclostomen an in einen Teil des Schädels, die knorpelige oder knöcherne Ohrkapsel, eingelagert.

Mittelohr und äußeres Ohr.

Hilfseinrichtungen des Labyrinthorganes treten vor allem bei den landlebenden Wirbeltieren in Form des Mittelohres und weiterhin des äußeren Ohres auf, die, wie schon der Name sagt, beide der Vervollkommnung der Hörfunktion dienen. Als Teile des Mittelohres werden die Einrichtungen bezeichnet, die der Schalleitung dienen, somit auch schon die einfachen Gehörstäbchen, die bei Amphibien auftreten und früher beschrieben wurden. Schon bei manchen schwanzlosen Amphibien und ebenso weiterhin bei den meisten Reptilien sowie bei den Vögeln und Säugern werden sie von einem Raum, der Paukenhöhle, umgeben, die im Anschluß an die erste Schlundtasche entsteht, sonach mit der Schlundhöhle in Zusammenhang steht und außen sich bis an die Haut ausdehnt. Hier entsteht somit eine verdünnte, zunächst in gleicher Flucht mit der Haut gelegene und von dieser überzogene

schwingungsfähige Membran, das Trommelfell, in das das äußere Ende der schalleitenden Skelettkette, mag dieselbe aus einem, zwei oder drei Gliedern bestehen, eingelassen wird (Fig. 45). So können die von den Schallwellen erzeugten Schwingungen des Trommelfelles dem Labyrinth zugeleitet werden. Die letzte Vervollkommnung besteht dann in der Ausbildung besonderer Einrichtungen in der äußeren Umgebung des Trommelfelles, die teils dem Schutz desselben, teils dem Auffangen der Schallwellen dienen. Zu dieser in ihrer Gesamtheit als Teile der äußeren Ohrsphäre oder kurz des äußeren Ohres bezeichneten Bildungen gehören bewegliche Schutzklappen, wie sie z. B. die

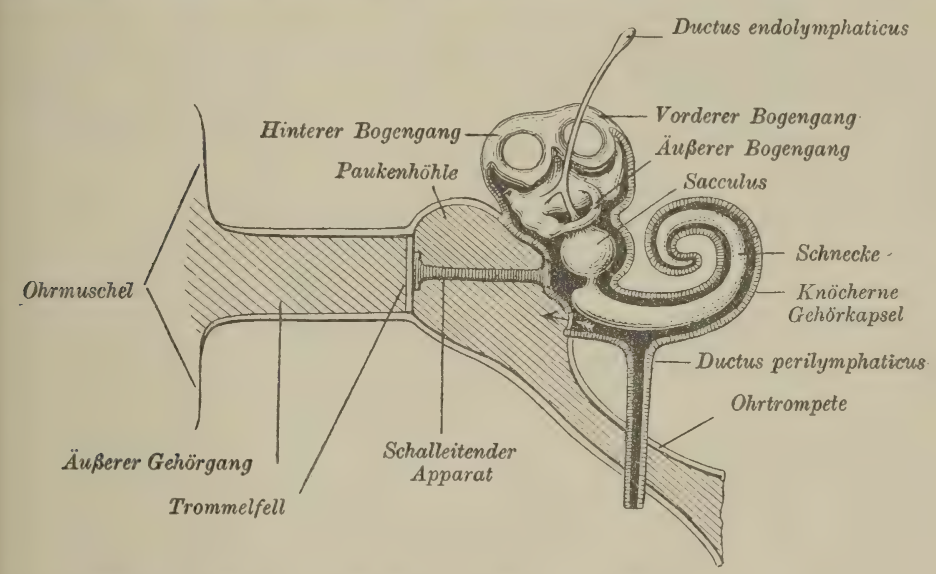


Fig. 45. Schematische Darstellung des gesamten Gehörorgans vom Menschen; rechte Seite, von außen. Die knöcherne Gehörkapsel ist in größter Ausdehnung eröffnet; man sieht in ihr das häutige Labyrinth, umgeben von einem „perilymphatischen" Raum, der sich in einen perilymphatischen Gang fortsetzt. Der Pfeil zeigt eine durch eine Membran verschlossene Öffnung an, gegen die die Perilymphe ausweichen kann. Nach Wiedersheim.

Krokodile besitzen und beim Tauchen im Wasser verwenden, vor allem aber die Ohrmuschel und der äußere Gehörgang der Säuger. Durch die Entstehung des letzteren wird das Trommelfell bei den Säugern in größere Tiefe verlagert; die Ohrmuschel aber bildet in mannigfaltiger besonderer Ausgestaltung an seinem Eingang einen Schallbecher, an dem die in das Gesicht eingewanderte Hautmuskulatur Anheftungen gewinnt, und der so den Schallwellen zugewendet werden kann, wie wir es z. B. bei Pferden beobachten, vielfach aber auch als schützende Klappe zum Verschluß des äußeren Gehörganges Verwendung findet.

Sehorgane.

Für die Sehorgane der Wirbeltiere charakteristisch ist, daß sie alle in ihrer Entstehung an das Zentralnervensystem geknüpft sind, somit die lichtempfindlichen zelligen Elemente besonders differenzierte Zellen des Zentralnervensystems darstellen. Das gilt zunächst von den primitivsten Sehorganen der Wirbeltiere, den Sehzellen des eines besonderen „Auges" entbehrenden Amphioxus, die hier im Rückenmark, fast in der ganzen Länge desselben, in Gruppen verteilt sind. Ein Teil von ihnen zeigt außer gewissen spezifischen

Sehzellen des Amphioxus.

Strukturen und der Verbindung mit einer Nervenfaser nichts weiter, ein anderer vervollkommnet sich dadurch, daß zu der Sehzelle noch eine dieselbe schalenförmig umgebende Pigmentzelle als Lichtschirm hinzutritt. Als Bildaugen werden diese einfachen Apparate gewiß nicht dienen können; ihre Fähigkeit, auf Lichtreize zu reagieren, dürfte aber als bewiesen gelten, aus den physiologischen Experimenten wie aus ihrer Ähnlichkeit mit den Lichtorganen vieler Wirbelloser.

Pineal- und Parietalorgan.

Auf einer höheren Stufe schon stehen die beiden Organe, die als unpaare, mediane Augen bezeichnet werden: das Pineal- oder Zirbelauge und das Parietal- oder Scheitelauge. Ihre Entstehung nehmen beide an der Decke des Zwischenhirnes als handschuhfingerförmige Ausstülpungen, die nach der Oberfläche des Kopfes hin auswachsen und dann an ihrem Ende das kleine bläschenförmige Auge entwickeln können, das sich abschnürt. Bei manchen Formen werden beide genannte Organe angelegt, und dann erweist sich das Scheitelorgan als das vordere, das Zirbelorgan als das hintere. Nur ausnahmsweise (beim Neunauge) kommen aber beide wirklich zu hoher Ausbildung; häufiger entwickelt sich nur das eine weiter, während das andere verkümmert, und am häufigsten sind beide oder gar nur noch eins, nur in rudimentärem Zustand vorhanden. So finden wir bei den Säugern, Vögeln, Krokodilen, Schildkröten und Schlangen nur noch das Zirbelorgan als kleines drüsiges Knötchen dem Gehirn aufsitzen, während das Scheitelorgan nicht einmal mehr zur Anlage kommt. Formen, bei denen das Zirbelorgan zu hoher Entwickelung gelangt, sind die Neunaugen und Frösche, während bei den Brückenechsen und zahlreichen Eidechsen das Parietalauge eine überraschend augenähnliche Ausbildung erfährt, indem seine der Haut zugekehrte Wand sich zu einer lichtbrechenden Linse verdickt, die gegenüberliegende Wand Seh- und Pigmentzellen entwickelt, und die Haut über dem Organ durchsichtig wird. Daß es tatsächlich auf Lichtstrahlen reagiert, ist objektiv festgestellt.

Paarige Augen.

Über jeden Zweifel erhaben ist die Sehfunktion bei den paarigen Augen, die, mit Ausnahme des Amphioxus, sämtlichen Wirbeltieren zukommen, bei manchen allerdings in Anpassung an die Dunkelheit der Umgebung, in der Tiefsee, unter der Erde in lichtlosen Grotten und Höhlen, rudimentär werden. Auch sie sind in ihrem wichtigsten, lichtperzipierenden Teil, der Netzhaut oder Retina, Bildungen des Gehirns. Im Zusammenhang mit dem Vorderhirn entsteht als seitliche Ausstülpung jederseits die primäre Augenblase, die weiterhin durch Einstülpung ihrer Außenwand in den Augenbecher umgewandelt wird. In dem eingestülpten Blatt, der eigentlichen Netzhaut, entwickeln sich weiterhin die Sehzellen; von ihm aus erfolgt auch die Bildung der meisten Sehnervenfasern, die in das Gehirn einwachsen, während der Augenstiel, die ursprüngliche Verbindung der Augenblase mit dem Gehirn, zugrunde geht. Als wichtigstes Hilfsorgan gesellt sich zu dem vom Gehirn stammenden Augenbecher die lichtbrechende Linse hinzu, die sich von dem Ektoderm der äußeren Haut abschnürt und in die Höhlung des Augenbechers legt. Vor ihr hellt sich die äußere Haut zur Hornhaut des Auges auf, und aus der Umgebung

des Augenbechers bilden sich um diesen herum Ernährungs- und Schutzhüllen: die Gefäßhaut, die sich dem äußeren Blatt der Netzhaut anlegt und vor der Linse eine durchbohrte Scheibe mit veränderlicher Öffnung, die Regenbogenhaut mit der Pupille, bildet, weiter die Faserhaut, die dem Augapfel seine feste Form zu verleihen hat und zu diesem Zwecke selbst knorpelige oder knöcherne Einlagerungen erhält. An ihr gewinnen auch die Augenmuskeln Anheftung, die

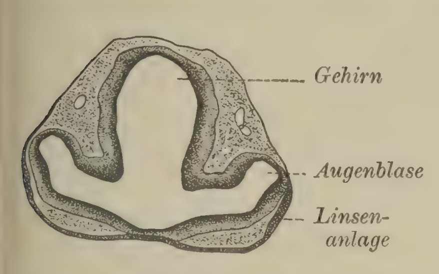


Fig. 46. Querschnitt durch Gehirn und Augenblasen eines Hühnerembryos. Nach HERTWIG aus LUBOSCH.

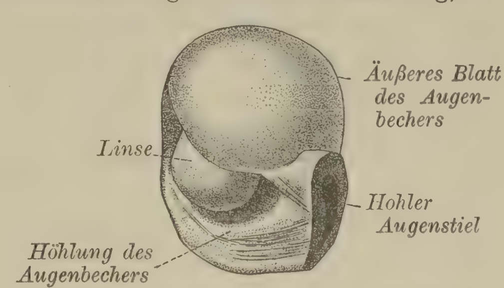


Fig. 48. Linker Augenbecher mit Linse von einem Eidechsenembryo. Nach einem Modell, von FRORIEP.

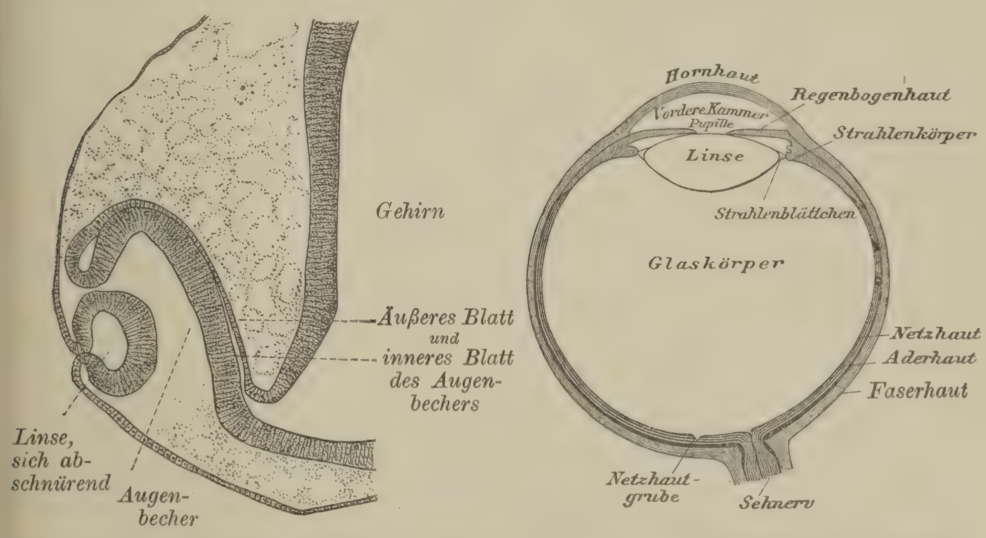


Fig. 47. Querschnitt durch den Augenbecher und das sich abschnürende Linsensäckchen. Aus zwei Abbildungen von FRORIEP kombiniert von LUBOSCH.

Fig. 49. Das Auge des Menschen. Nach ABELSDORFF. Aus LUBOSCH.

ihre Entstehung den Ursegmenten des Kopfes verdanken. Vor der Hornhaut können zum Schutze des Auges Falten der Haut, Augenlider, entstehen, die aber erst bei den Säugern Lidmuskeln — der in das Gesicht einwandernden Hautmuskulatur entstammend — eingelagert erhalten, und von den Amphibien, d. h. von der Aufgabe des Wasserlebens, an entstehen in dem Gebiet der Lider auch Drüsen, deren Sekret die Hornhaut feucht erhält und vor Staub und vor der austrocknenden Wirkung der Luft und Hitze schützt.

Der geschilderte Bau ist typisch, in allen Grundzügen immer wieder derselbe, wie das bei einem Apparat, der einer so spezifischen Funktion dient, auch nicht anders zu erwarten ist. Besonderheiten, die überhaupt festzustellen

sind, und von denen die meisten als Anpassungen an das umgebende Medium erscheinen, lassen jenes Grundschema des Baues unberührt, sie betreffen die Größe und Form des Auges sowie die Einrichtungen der Akkommodation, d. h. die Einrichtungen zur Einstellung des Auges auf verschiedene Entfernungen. Von den Formbesonderheiten erwähnen wir noch die stark verlängerten „Teleskopaugen" vieler Tiefseefische und der Vögel — im übrigen verbietet der Raum ein weiteres Eingehen auf die genannten Unterschiede und Bau-Eigentümlichkeiten. Vom rein morphologischen Standpunkt muß als die wichtigste Tatsache gelten, daß das paarige Auge in seinem Hauptteil eine Bildung des Gehirns darstellt und gewissermaßen nur ein vorgeschobener Abschnitt desselben ist, wie das ja auch für die unpaaren Augen gilt. Diesen gegenüber besteht aber die Besonderheit, daß das lichtbrechende Organ, die Linse, beim paarigen Auge als selbständige Bildung von der äußeren Haut aus entsteht, während sie bei dem unpaaren Scheitelauge sich aus der äußeren Wand der Augenblase selbst bildet.

Geruchsorgan. Es bleibt endlich noch übrig, auf das letzte der großen Sinnesorgane, das Geruchsorgan, einen Blick zu werfen. Ob ein solches bereits dem Amphioxus zukommt, ist zweifelhaft; man hat es in einer unpaaren, beim erwachsenen Tier an die linke Seite rückenden Grube am vorderen Körperende erkennen wollen, zu der auch ein Nerv des „Gehirns" tritt. Sicher vorhanden ist aber ein Geruchsorgan bei allen Schädeltieren, und zwar als paariges, nur bei den Rundmäulern äußerlich unpaar scheinendes Organ. Immer entsteht es als eine — paarige oder unpaare — vor der Mundbucht gelegene Einsenkung des äußeren Keimblattes, in deren Grund sich ein Teil der Zellen zu Riechzellen gestaltet, indem sie auf ihrem freien Ende Riechhärchen entwickeln und am anderen Ende einen wirklichen Nervenfortsatz gegen den Riechlappen des Gehirns auswachsen lassen. Die Menge dieser Nervenfortsätze bildet den Riechnerven.

Vollzieht sich soweit die Entwickelung bei Rund- und Kiefermäulern grundsätzlich gleichartig, so gehen im weiteren die Wege merkwürdig auseinander. Bei den Rundmäulern bildet sich eine eigentümliche Besonderheit aus: ein enger Anschluß des Geruchsorganes an die sog. Rathkesche Tasche. Dieses als Einsenkung am Dach der primären Mundbucht entstehende Gebilde, das bei den Kiefermäulern bald ganz abgeschnürt wird und sich als Hirnanhang der Unterfläche des Gehirns anlagert, wächst bei den Rundmäulern zu einem langen Gange aus, der seine Verbindung mit der Oberhaut beibehält, und dessen Mündung durch eigentümliche Wachstumsvorgänge auf den Rücken des Kopfes verlagert wird. Dabei nimmt er die anfangs vor ihm gelagerte äußerlich unpaare Riechgrube gewissermaßen mit, so daß dieselbe schließlich eine sackförmige Ausbuchtung am hinteren Umfange jenes röhrenförmigen Ganges bildet, dessen unpaare Öffnung auf der Oberfläche des Kopfes beim Neunauge oder Schleimfisch leicht gesehen werden kann (Fig. 50). Der äußerlich unpaare Riechsack der Rundmäuler wird von einer unpaaren knorpeligen Nasenkapsel, die dem neuralen Schädel angehört, umgeben.

Bei allen Kiefermäulern entstehen und bleiben die Riechsäcke deutlich paarig und werden in die beiden Hälften der durch eine Scheidewand im Inneren geteilten Nasenkapsel eingeschlossen. Sehr verschieden gestalten sich aber die Zugangsverhältnisse zu ihnen. Bei den Haien stellt jedes Geruchsorgan eine blinde Grube dar, deren Öffnung an der Unterfläche des Kopfes vor der Mundspalte gelegen ist und nur durch eine Hautklappe in eine vordere Ein- und eine hintere Ausflußpforte für das Wasser geteilt wird, während bei Schmelzschuppern und Knochenfischen zwei durch eine Hautbrücke völlig getrennte Öffnungen als vordere und hintere Nasenöffnung bestehen, die aber beide auf dem Rücken des Kopfes liegen, die vordere manchmal auf einer besonderen stielartigen Erhebung. Wieder anders, aber hier nicht weiter zu erörtern, liegen die Dinge bei den Doppelatmern. Diesen Verschiedenheiten bei den Fischen gegenüber besteht von den Amphibien an eine größere Einförmigkeit: die Riechgrube oder, wie wir jetzt sagen, die Nasenhöhle, mündet stets mit einer

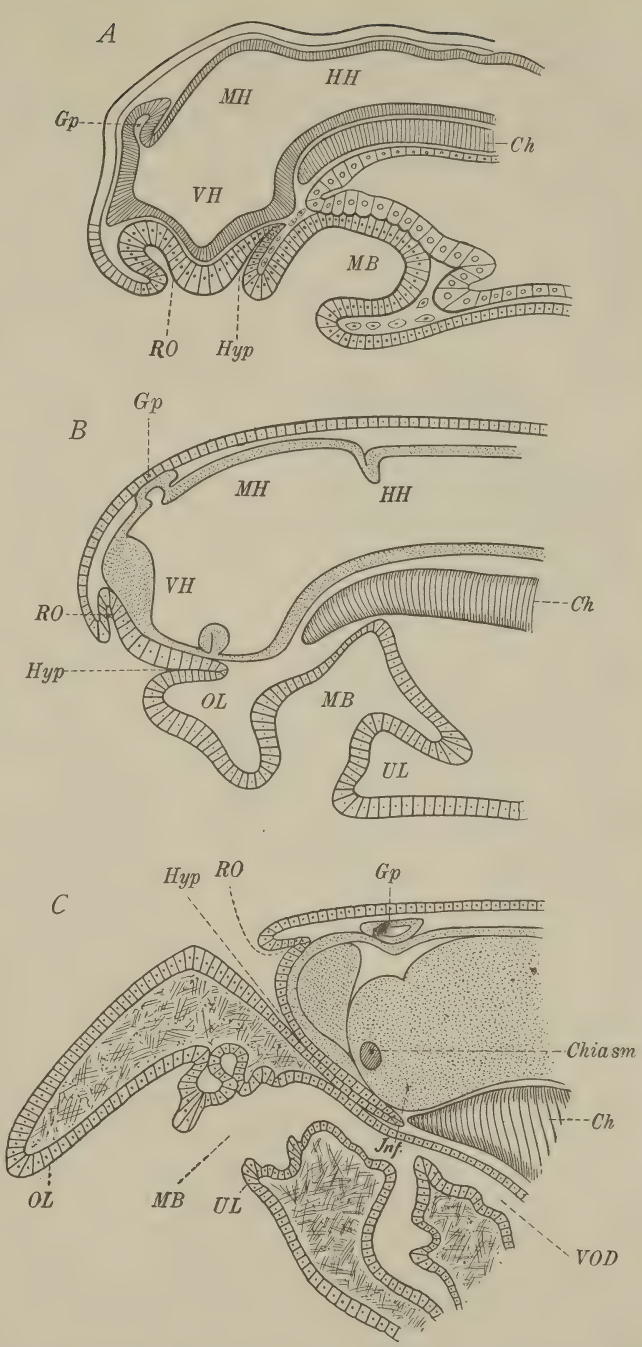


Fig. 50 *A*, *B*, *C*. Medianschnitte durch den Kopf von drei verschiedenen Entwicklungsstufen einer Larve von Petromyzon planeri (Ammocötes). Die Figuren zeigen die allmähliche Verschiebung der Hypophyse (*Hyp*) und der Riechgrube (*Ro*) aus ihrer ursprünglichen ventralen Lage auf den Rücken des Kopfes. *Ch* Chorda dorsalis, *Chiasm* Chiasma opticum, *Gp* Glandula pinealis (Zirbel), *Hh* Hinterhirn, *Hyp* Bucht der Hypophyse, *Inf* Infundibulum, *MB* Mundbucht, *MH* Mittelhirn, *OL* Oberlippe, *RO* Riechorgan, *UL* Unterlippe, *VH* Vorderhirn, *VOD* Vorderdarm. Zum größten Teil nach KUPFFER und DOHRN. Aus WIEDERSHEIM.

äußeren, bald mehr seitlich, bald mehr vorn gelegenen Nasenöffnung auf der Oberfläche des Kopfes und mit einer inneren Nasenöffnung in die Mundhöhle. Damit ist für sie die Möglichkeit gegeben, in den Dienst einer neuen Funktion, der Luftatmung, zu treten, und mancherlei weitere Komplikationen entstehen in Anpassung an diese neue Aufgabe. So kommt es bald zu einer schärferen Trennung zweier Raumabschnitte: eines, der der Zu- und Ableitung der Atmungsluft dient, und eines zweiten, der der Riechfunktion vorsteht. In diesen letzteren zieht sich das Riechepithel zurück, während der erstere eine Auskleidung mit indifferentem Epithel erhält. In wirksamster Weise wird diese Scheidung vervollkommnet durch die Ausbildung eines neuen Munddaches, eines sekundären Gaumens, die in der Weise erfolgt, daß ein Teil der früheren Mundhöhle von dieser abgetrennt und der Nasenhöhle zugeteilt wird, an der er dann naturgemäß nur den der Atmung dienenden Raumabschnitt vergrößern kann, da ihm ja eine Auskleidung mit Riechzellen fehlt. Auf die Vorgänge bei der Bildung des sekundären Gaumens ist bei der Besprechung der Mundhöhle genauer eingegangen; hier mag es genügen, darauf hinzuweisen, daß durch dieselbe die innere Nasenöffnung, die bei Amphibien sehr weit vorn, dicht hinter dem Zwischenkiefer liegt, immer weiter nach hinten verlagert wird (Fig. 53). Sie gelangt dadurch in immer engere Nachbarschaft des Kehlkopfeinganges, und der Weg für die Ein- und Ausatmungsluft wird so immer vollständiger von der Mundhöhle abgetrennt. Unter den Reptilien besitzen die Krokodile einen sekundären Gaumen, der ganz besonders weit nach hinten reicht, bei den Säugern ist er eine überall bestehende Einrichtung, doch dehnt er sich nicht so weit aus als bei den Krokodilen.

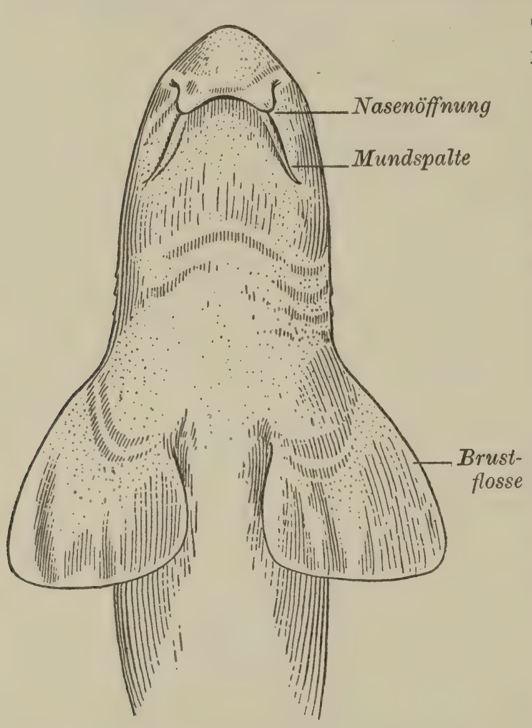


Fig. 51. Kopf eines Haifisches, von unten (vgl. Fig. 57).

Mit dem Landleben und der daran geknüpften Luftatmung stehen noch andere Einrichtungen in Verbindung, die sich an der ursprünglich so einfachen Riechgrube ausbilden. Hierher gehören Drüsen, die von den Amphibien an zu bleibendem Besitz der Wirbeltiere werden, und deren leicht erkennbarer Zweck es ist, mit ihrem Sekret die Riechschleimhaut vor Austrocknung zu schützen. In Zusammenhang mit dem Auftreten von Drüsen in der Umgebung des Auges, das ebenfalls erst an die Aufgabe des Wasserlebens geknüpft ist, bildet sich ferner von den Amphibien an ein Tränennasengang, der, ur-

sprünglich als eine Rinnenbildung der äußeren Haut entstehend, den Bindehautsack des Auges mit der Nasenhöhle in Verbindung setzt und das Sekret der Tränendrüsen in die Nasenhöhle abführt. Vor allem aber führen die günstigeren Bedingungen, unter denen das Geruchsorgan bei den luftlebenden Wirbeltieren seine Funktion ausübt, zu einer immer weiter gehenden Steigerung seiner Leistungsfähigkeit, die bei den Säugern ihren höchsten Grad erreicht. Morphologisch prägt sich das vor allem in einer Vergrößerung der mit Riechzellen bekleideten Schleimhautoberfläche aus, die einerseits durch Vergrößerung der ganzen Nasenhöhle, andererseits durch die Ausbildung von Vorsprüngen der Wandungen gegen das Innere der Höhle erfolgt. In der Ausbildung solcher Vorsprünge gehen die Amphibien noch vielfach eigene Wege, während bei den Reptilien, Vögeln und Säugern größere grundsätzliche Übereinstimmung herrscht. Es kommt hier zur Bildung von Nasenmuscheln, Schleimhautvorsprüngen, die knorpelige (bei den Säugern verknöchernde), mit der Skelettwandung der Nasenhöhle in Verbindung stehende Einlagerungen erhalten und der Ähnlichkeit mit Muschelschalen, die sie beim Menschen tatsächlich besitzen, ihren Namen verdanken. Bei den Reptilien entsteht zunächst eine solche Muschel, und zwar von der seitlichen Nasenwand aus; sie vererbt sich weiterhin auf die Vögel und Säuger, erleidet aber bei den letzteren als ,,untere" Muschel einen bemerkenswerten Wechsel ihrer Bedeutung. Denn während sie bei den Reptilien von Riechepithel überzogen ist, somit ganz besonders zur Vergrößerung der Riechschleimhaut dient, ziehen sich bei den Säugern die Riechzellen aus ihrem Bereiche zurück und machen indifferenten Zellen Platz. Das ganze Organ gibt damit seine unmittelbare Beteiligung an der Riechfunktion auf und gestaltet sich dafür unter mannigfaltiger Komplikation seines Baues zu einem Verteilungs-, Filtrier-, Erwärmungs- und Durchfeuchtungsapparat für die Atmungsluft um. Wird so bei den Säugern die altererbte untere Muschel der ursprünglichen Aufgabe der Riechfunktion entfremdet, so wird dafür reicher Ersatz geschaffen in der Ausbildung neuer ,,Muscheln", die im Gebiet der Riechgegend entstehen und zu einer beträchtlichen Vergrößerung der Riechschleimhaut führen. Da die Skeletteinlagerungen dieser Muscheln Teile des Siebbeins darstellen, so hat man sie als Siebbeinmuscheln (*Ethmoturbinalia*) bezeichnet, im Gegensatz zu der unteren Muschel, die auch den Namen Kiefermuschel (*Maxilloturbinale*) führt, weil die ihr eingelagerte Knochenplatte keinen Zusammenhang mit dem Siebbein besitzt und dafür am Oberkiefer Befestigung sucht. Eine weitere Vervollkommnung erfährt dieser Muschelapparat vielfach durch Ausbildung mehrerer wulstiger Verdickungen (Riechwülste) auf einer Muschel sowie durch Entstehung kleinerer Muscheln, die in den Zwischenräumen zwischen den großen ihren Platz



Fig. 52. Halbierter Menschenschädel. Aus Lubosch.

finden. Alles dies bedeutet auch wieder eine Vergrößerung des riechenden Schleimhautgebietes und steht somit in einem Verhältnis zu der Schärfe des Geruchsvermögens, die ja auch innerhalb der Säuger noch schwankt. Bei sehr vielen Säugern ist die Zahl der großen Siebbeinmuscheln fünf; eine Vermehrung zeigen besonders Huftiere und Zahnarme; eine Verminderung bieten dagegen die Affen und der Mensch: der letztere besitzt für gewöhnlich nur zwei, als mittlere und obere Muschel bezeichnete Siebbeinmuscheln, denen sich nur ab und zu eine dritte hinzugesellt. Noch weiter rückgebildet als das Geruchsorgan des Menschen ist das der Affen, und als völlig zugrunde gegangen muß es bei manchen Zahnwalen, so beim Delphin, angesehen werden. Das Geruchsorgan der Säuger bietet so ein schönes Beispiel für höchste Ausbildung und Steigerung der Leistungsfähigkeit, zugleich aber auch für das Wiederzurücksinken und schließlich den völligen Schwund eines Organs.

Am Geruchsorgan der Säuger sind endlich noch zweierlei Einrichtungen bemerkenswert: die Ausbildung mehr oder minder ausgedehnter Nebenhöhlen der Nasenhöhlen, die in verschiedene der umgebenden Knochen einwachsen, in ihrer funktionellen Bedeutung aber noch nicht klar sind, sowie die Umgestaltung des vordersten Teiles des Nasenskelettes zu einer unter der Herrschaft der Gesichtsmuskulatur stehenden und so als Spür- und Schnüffelorgan dienenden „äußeren Nase“. Daß wir in ihr tatsächlich nicht eigentlich eine Neubildung, sondern eine Umbildung des vordersten Abschnittes der Nasenkapsel zu sehen haben, wurde bereits in dem Abschnitt über das Kopfskelett auseinandergesetzt.

Die Betrachtung des Geruchsorgans kann schließlich nicht vorbeigehen an einer wenigstens kurzen Erwähnung des Jacobsonschen Organs, einer Art Nebennasenhöhle, in deren Schleimhaut sich ebenfalls typisches Riechepithel findet, und deren Riechfunktion damit außer Zweifel steht. Bei Amphibien noch ein Teil der großen Haupt-Nasenhöhle, wird es bei den Reptilien, die es besitzen (den Schildkröten und Krokodilen fehlt es ebenso wie den Vögeln), eine selbständige kleine Nasenhöhle, die auch für sich in die Mundhöhle einmündet. In diesem Zustand besitzen es auch die Säuger, bei denen es jedoch vielfach rückgebildet wird. Auch beim Menschen ist es rudimentär. Seine besondere Bedeutung ist noch nicht ganz klar, doch spricht manches dafür, daß es die Aufgabe besitzt, die Ausatmungsluft (also auch den Mundhöhleninhalt) unter besondere Kontrolle des Riechorgans zu stellen.

6. Darm-System. (Organe der Ernährung und der Atmung.)

6. Darm-System. Begriff. Aufgaben.

Als zum Darmsystem im weiteren Sinne gehörig bezeichnet man alle Organe, die durch die verschiedenen Abschnitte des Darmkanales selbst sowie durch Abkömmlinge derselben dargestellt werden. Funktionell betrachtet sind das die Organe der Ernährung und der Atmung. Grundlage und Mutterboden für sie ist somit der Darmkanal.

Darmrohr. Entwickelung, Einteilung, Abkömmlinge.

Der Darmkanal der Wirbeltiere stellt ein Rohr dar, das ventral (bauchwärts) von dem Achsenskelett verläuft und zwei Öffnungen besitzt, eine vordere, Mund, und eine hintere, After (*Anus*). Entwickelungsgeschichtlich gehört

die wichtigste am Aufbau dieses Rohres beteiligte Schicht, die dasselbe innen auskleidende Zellschicht, dem inneren Keimblatt an; nur das Mundende des Rohres wird eine Strecke weit von Epithel ausgekleidet, das dem äußeren Keimblatt entstammt. Das erklärt sich durch die Art, wie das Darmrohr, das anfangs vorn blind endet, seine Verbindung mit der Außenwelt erlangt (Fig. 50). Diesem blinden Ende entgegen senkt sich nämlich das äußere Keimblatt in Form der primären Mundbucht ein, bleibt von ihm aber zunächst durch eine aus zwei Zellblättern bestehende dünne Lamelle, die primäre Rachenhaut, getrennt, und erst durch Schwund der letzteren kommt die Vereinigung des Darmlumens mit dem Raum der Mundbucht und dadurch mit der Außenwelt zustande. Somit wird der vordere Teil der definitiven Mundhöhle von Epithel ektodermaler Natur ausgekleidet, und es erklärt sich dadurch die Erscheinung, daß hier die Zähne entstehen, d. h. Gebilde, die ihrer ganzen Entwickelung und ihrem Aufbau nach durchaus gleichartig sind den Zähnchen in der Haut der Haie.

An dem hinteren Ende des Darmrohres, das anfangs ebenfalls blind endet, erfolgt eine entsprechende tiefere Einsenkung des äußeren Keimblattes nicht, und so reicht hier das Gebiet der entodermalen Auskleidung des Darmrohres bis oder fast bis an die Afteröffnung selbst.

An dem ganzen, vom Mund bis zum After reichenden Darmrohr lassen sich vor allem zwei Hauptabschnitte unterscheiden, der Kopfdarm und der Rumpfdarm. Der Kopfdarm liegt im Bereiche des Kopfes und des vordersten Teiles der Wirbelsäule und erhält von dem Skelett und der Muskulatur des Kopfes feste Wandungen; der Rumpfdarm stellt nur ein dünneres Rohr dar, ohne solche festen Wandungen und zum großen Teil innerhalb der Leibeshöhle gelegen.

Der Unterschied zwischen den beiden Abschnitten des Darmrohres ist aber noch ein weitergehender, ein funktioneller. Der Kopfdarm dient einerseits zur Aufnahme der Nahrung und enthält meistens auch schon Organe zur Zerkleinerung und Durchfeuchtung, selbst zur Verdauung der Nahrung, bildet also den Anfang des Ernährungssystems, steht aber andererseits auch in Beziehung zur Atmung. Er kann nicht nur selbst Atmungsfunktionen übernehmen, sondern von ihm geht auch die Bildung der hauptsächlichsten Atmungsorgane, Kiemen und Lungen, aus. Der Rumpfdarm dagegen kann nur in ganz seltenen Fällen noch bei der Atmung mithelfen; fast immer ist er ausschließlich Nahrungsrohr.

Von beiden Teilen des Darmrohres geht die Bildung wichtiger Abkömmlinge aus, die zum Teil sehr spezielle Aufgaben übernehmen und damit eine mehr oder minder große Selbständigkeit gegenüber dem Darmrohr gewinnen. In höchstem Maße ist das der Fall am Kopfdarm. Von diesem gehen aus:

1. Die Rathkesche Tasche;
2. die Kiemenspalten und ihre Bildungen (Paukenhöhle, Thymusdrüse, Epithelkörperchen u. a.);
3. die luftführenden Organe des Darmrohres: Schwimmblase und Lungen;

4. die Schilddrüse;
5. Zahnbildungen, Drüsen, Zunge.

Von diesen erlangen die an den vier ersten Stellen genannten Organe eine gewisse Selbständigkeit gegenüber ihrem Mutterboden, während Zähne, Mundhöhlendrüsen und Zunge räumlich und in ihren Funktionen dem Kopfdarm enger angeschlossen bleiben.

Vom Rumpfdarm nehmen vor allem Drüsen ihre Entstehung: die Leber, die Bauchspeicheldrüse und kleine Drüsen, die die Wandung des Darmrohres nicht überschreiten; an das hinterste Ende des Darmrohres ist außerdem noch die Entstehung der Blase und Harnröhre geknüpft.

Im nachfolgenden sind nun zunächst das Darmrohr selbst mit den ihm enger verbundenen Abkömmlingen und dann erst die zu mehr selbständiger Bedeutung gelangenden Bildungen desselben zu betrachten.

Kopfdarm. Allgemeine Einrichtung.

Das allgemeine Verhalten des Kopfdarmes, über das wir uns zuerst kurz unterrichten müssen, bietet bei den einzelnen Wirbeltieren mancherlei Verschiedenheiten dar. Beim Amphioxus (Fig. 9), wo ein eigentlicher Kopf fehlt, kann man die ihm entsprechende Darmstrecke immerhin einigermaßen bestimmen und soweit rechnen, als Kiemenspalten vorhanden sind. Es ergibt sich so als Kopf- oder Kiemendarm ein recht ausgedehnter Darmabschnitt, von dem vorn durch eine ringförmige Falte ein Vorraum abgetrennt ist. In diesen führt die von einem Halbkreis von „Cirren", stabähnlichen Fortsätzen, umgebene Mundöffnung hinein. In ähnlicher Weise beginnt auch bei den Rundmäulern der Kopfdarm mit einem kleinen Vorraum, in dessen Grunde sich der durch die Kiemenspalten ausgezeichnete Abschnitt des Rohres anschließt. Das runde Saugmaul wird hier durch besondere Knorpel gestützt. Demgegenüber besitzen alle übrigen Schädeltiere als Kiefermäuler einen Kopfdarm, dessen quer spaltförmiger Eingang zwischen einem dem Oberschädel angeschlossenen Ober- und einem herunterklappbaren Unterkiefer liegt. Auf beiden können sich die zum Ergreifen, Festhalten, Zerkleinern der Nahrung dienenden Zähne bilden. Nicht selten wird freilich vor diesem Kiefereingang des Kopfdarmes noch ein anderer vorgeschobener Eingang durch Lippen, d. h. Falten der Haut, gebildet, die einen vor den Kiefern gelegenen Vorraum der Mundhöhle abschließen. Solche lippenartigen Hautfalten sind schon bei Fischen verbreitet und kommen in verschiedener Ausbildung auch manchen Amphibien und Reptilien zu, unter den letzteren namentlich bei Echsen und Schlangen durch die Einlagerung von Drüsen (die Giftdrüse der Giftschlangen ist eine Oberlippendrüse) zu größerer Bedeutung gelangend. Wo die Kiefer von hornigen Schnabelscheiden überzogen werden, wie bei Schildkröten und Vögeln, fehlen Lippen gänzlich. Dasselbe ist demnach auch bei Kloakentieren der Fall, die ja auch mit Hornkiefern versehen sind, während bei den übrigen Säugern die Lippen gerade eine besonders starke Entfaltung erfahren und, von der in das Gesicht einwandernden Gesichtsmuskulatur eingenommen, zu beweglichen und bei der Nahrungsaufnahme mannigfache Verwendung findenden Organe werden. Ganz gewöhnlich ist die von ihnen begrenzte Mundspalte kleiner als der Kieferein-

gang der Mundhöhle, da sie seitlich durch „Backen" ineinander übergehen, die die seitlichen Abschnitte des Vorraumes der Mundhöhle vollständiger nach außen abschließen und unter Ausbildung besonderer Ausbuchtungen, Backentaschen, bei manchen Nagern und Affen, zu Vorratskammern für die Nahrung werden können.

Der Innenraum des Kopfdarmes ist als „primäre Mundhöhle" bei den Fischen noch einheitlich; sein hinterer Abschnitt stellt sich nur dadurch in einen gewissen Gegensatz zu dem vorderen, daß seine Seitenwände von den Kiemenspalten durchsetzt werden (Fig. 53). Auf dem gleichen Zustand einer primären Mundhöhle verharrt die Kopfdarmhöhle auch noch bei den Amphibien, nachdem die Kiemenspalten verschwunden, und an ihrer Stelle vom hintersten Teil des Kopfdarmes aus die Lungen entstanden sind. Und doch bieten die Amphibien bereits gegenüber den Fischen eine wichtige neue Einrichtung, die den Anstoß zu weiteren Umwandlungen abgibt: die Einmündung der Nasenhöhlen in die primäre Mundhöhle, die weit vorn, dicht hinter dem Zwischenkiefer, also in kurzer Entfernung von der Mundspitze, erfolgt. Dieses Eintreten der Nasenhöhle in die Verwendung als Luftweg für die

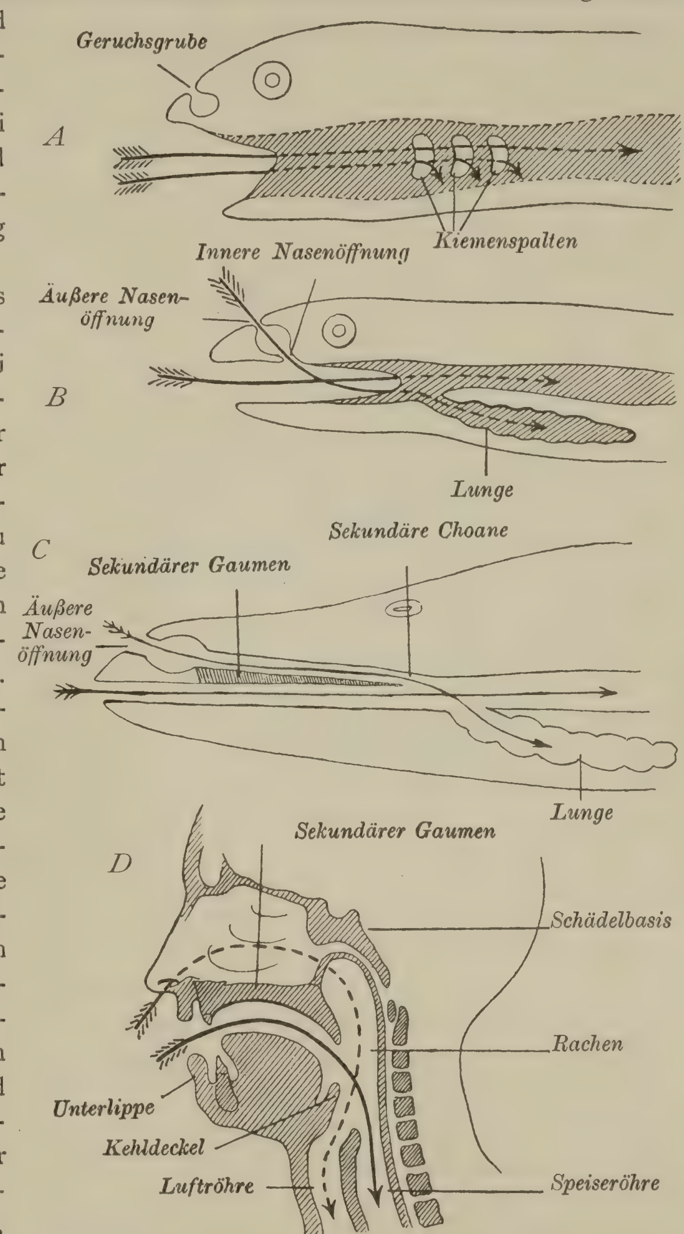


Fig. 53. Schematische Darstellung des Kopfdarmes der Fische (*A*), Amphibien (*B*). Säuger (*D*). Nach Wiedersheim. Fig. *C* ist hinzugefügt, um die Bildung des sekundären Gaumens verständlich zu machen, unter Zugrundelegung der Verhältnisse bei Krokodilen. Nahrungs- und Atmungsweg sind durch Pfeile bezeichnet.

Lungenatmung führt schon innerhalb der Reptilien zu einer als bedeutender Fortschritt aufzufassenden neuen Einrichtung: der schon mehrfach erwähnten Entstehung eines neuen Mundhöhlendaches, eines sekundären Gaumens. Wenn wir von den allerlei mehr unvollkommenen Ansätzen in dieser Richtung bei den verschiedenen Gruppen der Reptilien absehen, so finden wir besonders bei den Krokodilen einen solchen sekundären Gaumen in höchster Ausbildung. Er stellt, wie die Fig. 53 schematisch zeigt, ein Dach dar, das in kurzer Entfernung unterhalb des ursprünglichen (primären), von der Schädelbasis gebildeten Munddaches in der Art angebracht ist, daß es sich vorn an den vorderen Begrenzungsrand der primären inneren Nasenöffnung anschließt, hinten aber mit freiem Rande endigt. Der über ihm gelegene niedrige Raum setzt somit die Nasenhöhle nach hinten fort, um über dem freien Rande der Gaumenplatte mit der sekundären Nasenöffnung oder sekundären Choane in den hintersten Teil der Mundhöhle zu münden. Jener niedrige, über dem sekundären Gaumen gelegene Raum wird als Nasenrachengang bezeichnet, er stellt einen von der ursprünglichen Mundhöhle abgetrennten und der Nasenhöhle zugeschlagenen Raum dar; die Mundhöhle selbst ist dadurch zu einer sekundären Mundhöhle geworden. Die Zweckmäßigkeit dieser Einrichtung ist klar: es wird dadurch der Luftstrom über der Mundhöhle und unabhängig von derselben bis in die nächste Nähe des Kehlkopfeinganges geleitet. In seiner größten Länge wird dieser sekundäre Gaumen bei den Krokodilen durch von der Seite her gegen die Mittellinie vorspringende und hier zur Vereinigung kommende Gaumenplatten der beiderseitigen Oberkiefer-, Gaumen- und Flügelbeine gestützt, nur hinten schließt sich an den freien Rand dieses harten Gaumens noch ein häutiger Abschnitt als weicher Gaumen (Gaumensegel) an, der den Abschluß der Mundhöhle gegen den Luftweg vervollständigt.

Auch bei den Säugern bildet sich in der angegebenen Weise ein sekundärer Gaumen, nur reicht derselbe nicht so weit nach hinten, da an seiner Bildung fast stets nur die Oberkiefer- und Gaumenbeine beteiligt sind. Auch hier erfährt der harte Gaumen eine Ergänzung durch einen weichen Gaumen, in dessen Bildung auch Muskeln eingehen. Durch die Gaumenbildung wird auch bei den Säugern von dem vorderen Abschnitt der Kopfdarmhöhle der Nasenrachengang abgetrennt, und die Mundhöhle erhält so den Charakter einer sekundären Mundhöhle; dagegen bleibt der hintere Abschnitt der Kopfdarmhöhle, in den der sekundäre Gaumen nicht hineinreicht, ungeteilt: er wird als Rachen bezeichnet. Von ihm nehmen embryonal die Kiementaschen und die Lunge ihren Ursprung.

Zahnbildungen. Von den Gebilden, die dauernd an die Mundhöhle, mag dieselbe eine „primäre" oder eine „sekundäre" sein, geknüpft bleiben, sind zunächst die zu nennen, die, aus Hartsubstanzen gebildet, zum Ergreifen und Zerkleinern der Nahrung dienen, die Zahnbildungen im weitesten Sinne. Hierher gehören Hornzähne, die sich in der Mundhöhle der Rundmäuler und, in anderer Form, auch bei den Larven der ungeschwänzten Amphibien finden, zahnähnliche Bildungen, an deren Herstellung das Epithel den Hauptanteil hat, vor allem aber

die echten oder Dentin-Zähne. Sie setzen sich aus genau den gleichen Substanzen (Schmelz, Dentin, Zement) zusammen, die auch die kleinen Hautzähnchen der Haifische aufbauen, und sind nur durch die Größe von diesen verschieden; ihr Auftreten in der Mundhöhle erklärt sich durch die oben gewürdigte Tatsache, daß die Schleimhaut, die den vorderen Teil der Mundhöhle auskleidet, aus eingestülpter äußerer Haut hervorgeht. Wie bei der Bildung der Hautzähne, so sind auch bei der der Mundhöhlenzähne das Epithel und das darunter gelegene Bindegewebe beteiligt: ersteres, indem es die den Zahn bekleidende Schmelzkappe bildet, letzteres, indem es den Dentinkegel entstehen läßt, der dem ganzen Zahn zugrunde liegt, ferner das Zement, das in wechselnder Anordnung an der Herstellung der Basis des Zahnes beteiligt ist, und endlich das die Zahnhöhle erfüllende weiche Gewebe, die gefäß- und nervenreiche Zahnpulpa. Der Anstoß zu der Bildung der Zähne geht auch hier vom Epithel aus: dieses wuchert in Form einer Leiste (Zahnleiste) in das unterliegende Bindegewebe und erzeugt an dieser dann durch weitere Wucherung einzelne kappenförmige Gebilde, Schmelzorgane, die aus dem unterliegenden Bindegewebe eine den Innenraum der Kappe erfüllende Zahnpapille herausmodellieren (Fig. 54). Schmelzorgan und Zahnpapille bilden zusammen die Zahnanlage; die innersten Epithelzellen des ersteren scheiden weiterhin auf ihrer Innenfläche den Schmelz, die oberflächlichen Bindegewebszellen der Papille das Dentin ab. Das umgebende Bindegewebe läßt das Zement entstehen. Stets produziert die Zahnleiste die Anlagen für mehrere Generationen von Zähnen; am Kiefer entsteht die erste Generation über dem Kiefer selbst, die anderen nach innen davon.

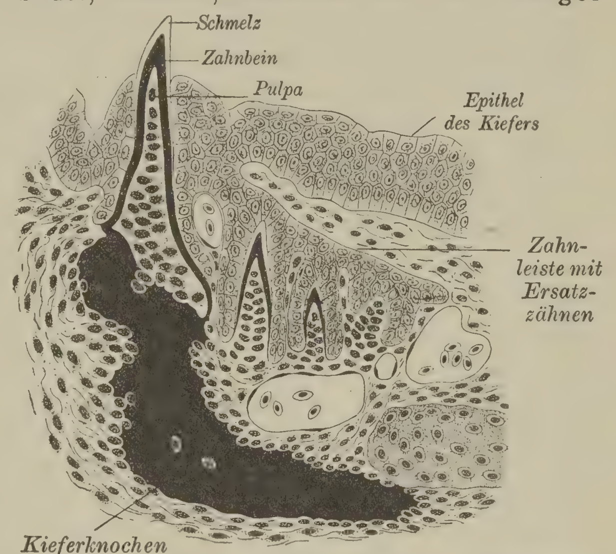


Fig. 54. Triton cristatus, Querschnitt durch die vordere Hälfte des Unterkiefers. Funktionierender Zahn, Zahnleiste mit Ersatzzähnen. Nach C. Röse.

Zähne von dem geschilderten Bau finden sich von den kiefermäuligen Fischen an bis zu den Säugern in mannigfacher eigenartiger Ausbildung; wo sie fehlen, da läßt sich mit Sicherheit schließen, daß sie rückgebildet wurden. Es ist das der Fall bei Schildkröten, Vögeln und manchen Säugern; eine Hornbekleidung des Kiefers schafft dabei vielfach einen funktionellen Ersatz für den Zahnmangel. Die Besonderheiten des Gebisses innerhalb der einzelnen Klassen betreffen vor allem die Verteilung der Zähne, ihre Form und die Art ihres Ersatzes. Vorzügliche Ausgangszustände bieten die Haie dar. Die Zähne sitzen hier ziemlich lose in der Mundschleimhaut, und zwar als sehr kleine Ge-

bilde in der ganzen Mundhöhle bis zum Eingang der Speiseröhre, und als große kräftige Kieferzähne auf den Knorpelbogen, die den Mundeingang begrenzen, dem Palatoquadratum und dem primordialen Unterkiefer (Fig. 20). Stets finden sich hier bereits mehrere Generationen von Zähnen, und zwar so zueinander angeordnet, daß nur die im Gebrauch befindliche Zahnreihe aufgerichtet ist, während die nach innen davon in mehreren Reihen liegenden Ersatzzähne noch ihre Spitzen nach abwärts kehren, um sich erst aufzurichten, wenn ihre Vordermänner verbraucht und ausgefallen sind. Innen von den jüngsten Ersatzzähnen wuchert die Zahnleiste weiter und sichert den fortdauernden Zahnersatz während des ganzen Lebens durch Erzeugung immer neuer Zähne (unbegrenzter Zahnwechsel, Polyphyodontie). Die Einzelzähne sind untereinander gleich („Homodontie", Gleichartigkeit des Gebisses), haben aber bei den einzelnen Arten recht verschiedene Formen, von spitzen und schneidenden lanzettförmigen Gebilden bis zu rundlichen Höckern oder breiten Platten, die bei Rochen zum Zermalmen der Muschelschalen dienen müssen.

Der wichtigste Fortschritt, den die übrigen Fische gegenüber den Haien zeigen, liegt darin, daß die Zähne in den meisten Fällen nicht mehr lose in der Schleimhaut stecken, sondern in größerer Anzahl auf knöchernen Platten aufgewachsen sind. Schon bei Betrachtung des Kopfskelettes wurde das dahin gedeutet, daß einzelne Gruppen von Zähnen mit ihren basalen Zement-Abschnitten untereinander zu zahntragenden Knochen verwachsen sind. Durch die Verbreitung der Zähne bei den Haien erklärt es sich, daß bei den höheren Fischen solche zahntragende Knochen nicht nur an den Kieferrändern, sondern auch in der Tiefe der Mundhöhle, selbst auf den Kiemenbogen, vorkommen. Freilich zeigen die Schmelzschupper, Knochenfische und Doppelatmer, und unter diesen drei großen Gruppen wieder die kleineren Untergruppen und Arten eine sehr große, zu der Art der Nahrung mancherlei Beziehungen bietende Mannigfaltigkeit in der Verteilung der Zähne und der Form des Einzelzahnes: nicht alle Mundhöhlenknochen, die in ihrer ersten Entstehung auf Verwachsung von Zähnen zurückgeführt werden, behalten dieselben bei allen Formen bei; vielfach gehen die Zähne verloren, während die Knochen als zahnlose Platten erhalten bleiben. Mit fortdauerndem Zahnersatz darf wenigstens bei Schmelzschuppern und Knochenfischen gerechnet werden. Das gleiche gilt auch für die Amphibien und die meisten Reptilien, bei denen im übrigen die Zähne in der Tiefe der Mundhöhle immer mehr schwinden, und somit allein die auf den Knochen des Mundrandes übrig bleiben: auf dem Zwischen- und Oberkiefer im Gebiet des oberen, auf dem Dentale und manchmal auf dem Spleniale in dem des unteren Mundrandes. Doch erreichen auch unter den Reptilien die auf dem Gaumen- und dem Flügelbein sitzenden Zähne noch einmal eine größere Bedeutung bei den Schlangen, bei denen außerdem ein Oberkieferzahn als Giftzahn Verwendung finden und zu diesem Zweck mit einem besonderen Giftkanal versehen werden kann. Völligen Schwund auch der Kieferzähne zeigen die Schildkröten; beim Frosch fehlen die Zähne des Unterkiefers, während die des Oberkiefers als sehr kleine Gebilde erhalten bleiben. Bei allen hier

nicht zu verfolgenden Verschiedenheiten in der Verteilung der Zähne bietet doch das Gebiß der Amphibien, Brückenechsen, Echsen und Schlangen noch ein gemeinsames Merkmal: die Einzelzähne sind mit den Knochen, auf denen sie sich finden, ähnlich wie bei den Knochenfischen, verwachsen. Eine wichtige Neuerung zeigen die Krokodile: die kegelförmigen Zähne stecken hier in Fächern (Alveolen) des Ober- und Unterkiefers. Diese Einrichtung ist zur Regel geworden bei den Säugern und führt zur schärferen Scheidung einer in die Alveole eingesenkten Zahnwurzel, in der die Zahnhöhle auf einen sehr feinen Kanal verengt wird, gegenüber der frei hervorstehenden Krone, einer Scheidung, durch die der Einzelzahn auf eine höhere Stufe der Ausbildung und damit zu längerer Lebensdauer gelangt. Dementsprechend kommt jetzt die Einrichtung des unbegrenzten Zahnersatzes, die von den Haien an bestand, in Wegfall; die Zahnleiste wird nur noch zur Erzeugung weniger Zahngenerationen in Anspruch genommen. Bei weitaus den meisten Säugern kommen deren zwei zur Ausbildung und Funktion, das auf die Jugend beschränkte Milchgebiß und das, von einem gewissen Alter an, an seine Stelle tretende, bleibende Gebiß. Doch zeigen sich hier und da, und auch beim Menschen noch Andeutungen zweier weiterer Zahngenerationen („Dentitionen"), einer, die dem Milchgebiß vorhergeht, und einer, die dem bleibenden Gebiß folgt. Andererseits kommt auch noch eine weitere Reduktion auf nur eine Zahngeneration vor, sei es dadurch, daß die Milchzähne schon embryonal wieder schwinden, und somit nur die Ersatzzähne zur Ausbildung gelangen, sei es dadurch, daß die Milchzähne das ganze Leben bestehen bleiben. Übrigens nimmt bei manchen Säugerzähnen der in die Alveole versenkte Abschnitt nicht den Charakter einer Wurzel an, sondern behält seinen weiten Zahnkanal bei, ein Zustand, der ein fortwährendes Wachstum des Zahnes unterhält. Solche wurzellosen immerwachsenden Zähne sind z. B. die Nagezähne der Nager, bei denen so fortwährend das ersetzt wird, was an der freien Kante des Zahnes abgenutzt wird.

Gewiß eine der bemerkenswertesten Besonderheiten des Säugergebisses ist aber die Verschiedenheit in den Formen der Einzelzähne. Von den Delphinen abgesehen, bei denen alle Zähne ähnlich denen der Reptilien kegelförmig gestaltet sind, finden wir bei den Säugern ganz regelmäßig eine Scheidung in meißelförmige Schneide-, kegelförmige Eck- und mit Höckern versehene kleine und große Backzähne, denen allen bei der Nahrungsbewältigung verschiedene Aufgaben zufallen. Denn während bei den niederen Wirbeltieren, wenigstens den lebenden unter ihnen, die spitzen Zähne in erster Linie zum Ergreifen und Festhalten der Beute dienen, diese dann aber gewöhnlich unzerkleinert heruntergeschluckt wird, findet bei den Säugern eine weitgehende Zerkleinerung der Nahrung, ein Kauakt, in der Mundhöhle statt, bei dem sich die verschieden gestalteten Zähne in die einzelnen besonderen Aufgaben — Festhalten, Zerschneiden, Zermalmen — teilen. Den kleinen und großen Backzähnen — die unter sich durch ihre eigene Größe sowie durch die Größe und die Zahl ihrer Höcker und Wurzeln unterschieden sind — fällt dabei das eigentliche Zermalmen der Nahrung zu, eine Aufgabe, für die sie eben durch die

Höckerbildungen ihrer Kronen eingerichtet sind. Diese Höcker zeigen recht verschiedene Formen: von niedrigen Hügeln, schneidenden Kanten, quer- oder längsgestellten Jochen — Verschiedenheiten, die zu der Art der Nahrung in Beziehung stehen. Morphologisch sind alle die verschiedenen Formen der Backzähne wohl von solchen mit stumpfen niedrigen Hügeln abzuleiten, wie sie bei den ausgestorbenen Säugern des Tertiär weit verbreitet waren.

Für die Feststellung des verwandtschaftlichen Zusammenhanges der Formen spielt gerade bei den Säugern das Gebiß eine sehr große Rolle, wobei neben der Form der Backzähne besonders die Zahl der in den einzelnen Zahnkategorien vorhandenen Einzelzähne die größte Bedeutung besitzt. Die jetzt lebenden Säuger bieten in ihren Zahnformeln, die jenes Zahlenverhältnis zum Ausdruck bringen, viele Verschiedenheiten, doch hat sich gezeigt, daß für eine sehr große Zahl von ihnen Formen mit der Zahnformel $\frac{3143}{3143} = 44$ den Ausgang abgegeben haben. (Die Formel, die jetzt noch für Tapire, Schweine und manche Insektenfresser gilt, bedeutet, daß im Ober- wie im Unterkiefer auf jeder Seite 3 Schneidezähne, 1 Eckzahn, 4 kleine und 3 große Backzähne, im ganzen somit 44 Zähne vorhanden sind.) Bei manchen Beutlern ist die Zahl der Zähne noch größer, die meisten lebenden Placentaltiere haben dagegen reduzierte Gebisse, so der Mensch ($\frac{2123}{2123} = 32$), die Wiederkäuer ($\frac{0033}{3133} = 32$; im Oberkiefer fehlen die Schneidezähne und der Eckzahn), der Biber ($\frac{104}{104} = 20$; es sind nur je ein Schneidezahn und 4 Backzähne vorhanden). Vollständiger Mangel der Zähne kommt unter den Säugern bei den Kloakentieren sowie beim Ameisenfresser und Schuppentier vor.

Zunge. Eine gleich große Bedeutung in stammesgeschichtlicher Bedeutung wie den Zähnen kommt dem nächsten Organ der Mundhöhle, der Zunge, nicht zu; für das Tier selbst steht sie aber an Wichtigkeit hinter den Zähnen nicht zurück. Ursprünglich erscheint sie als eine Faltenbildung der Schleimhaut am Boden der Mundhöhle, die eng an die hier gelegenen Skeletteile geknüpft ist und nur in Zusammenhang mit diesen bewegt werden kann. In dieser Form erreicht sie bei den Rundmäulern, wo sie mit Hornzähnen besetzt ist, eine hohe Ausbildung und findet beim Ansaugen des Neunauges wie ein Spritzenkolben, beim Schleimfisch auch zum Bohren Verwendung. Bei den kiefermäuligen Fischen wird sie durch den Schleimhautüberzug über dem unpaaren Skeletteil des Zungenbeinbogens dargestellt, und trägt nicht selten sogar Zähne. Zu höherer selbständiger Bedeutung gelangt sie erst von den Amphibien an, einmal durch die Entwickelung reichlicher Drüsen, andererseits durch das Einwandern von Muskeln in sie, durch die Entstehung einer Eigenmuskulatur, die ihr auch eine eigene, von dem Visceralskelett unabhängige Beweglichkeit verschafft. Bei den langschwänzigen Amphibien bleibt sie freilich noch wie bei den Fischen eng an das Visceralskelett geknüpft, und selbst beim Spelerpes, einem kleinen Molch, der seine Zunge zum Insektenfang sehr weit aus dem Maule herausschießen lassen kann, ist dies nur dadurch möglich, daß ein Teil des Zungenbeinskelettes mit herausschießt; aber bei den Fröschen ist die

Emanzipation der Zunge vom Zungenbeinskelett vollständig geworden, und die erstere führt ihre fliegenklappenartigen Bewegungen lediglich durch die ihr eigene Muskulatur aus, und zwar um die Spitze des Unterkiefers herum, an der sie mit ihrer eigenen Spitze angewachsen ist. Die Reptilien besitzen die Zunge in mannigfacher Ausbildung, bald als dickere wenig bewegliche Schleimhautfalte, bald als dünnes schlankes, lebhafter Bewegung fähiges Organ, dessen „züngelnde“ Bewegungen bei den Schlangen auf seine Bedeutung als Tastorgan hinweisen. Das Höchstmögliche in bezug auf Beweglichkeit wird aber doch von der Zunge des Chamäleon erreicht, die durch einen sehr kunstvollen Mechanismus blitzschnell weit aus dem Maul herausschießen kann, um mit ihrer drüsenreichen Spitze die Beute zu erhaschen. Im Gegensatz dazu ist die Zunge der Vögel wieder, abgesehen von der der Papageien, nur wenig beweglich, und wo sie, wie bei Spechten, weit aus dem Schnabel herausgesteckt werden kann, da geschieht dies unter Beteiligung des Zungenbeinapparates. Im übrigen zeigt gerade die Vogelzunge eine große Mannigfaltigkeit der äußeren Gestaltung; manchmal lang und spitz, wie bei Spechten und Kolibris, ist sie in anderen Fällen breit und dick, wie bei Wasservögeln. Hornbildungen, in Form eines ausgedehnten Hornüberzuges oder horniger Papillen, spielen auf der Vogelzunge eine sehr große Rolle. Eine sehr hohe Ausbildung erlangt endlich die Zunge bei den Säugetieren, wo sie unter Entwickelung einer reichen Muskulatur zu einem voluminösen und beweglichen Organ wird, das in verschiedener Weise bei der Nahrungsgewinnung und -bewältigung mit tätig ist, zugleich aber durch Ausbildung von Geschmacksknospen auf ihrer Oberfläche zu dem wichtigsten Geschmacksorgan wird. Doch fehlen auch der Zunge der Säuger die Hornbildungen nicht, namentlich finden sie sich bei Formen, bei denen die Eigenheit der Nahrung einen Schutz der Zungenschleimhaut gegen Verletzungen (z. B. durch zerbissene Knochen, durch schneidende Gräser) erheischt.

In funktioneller Hinsicht bietet gerade die Zunge das allergrößte Interesse, ihre Verwendung beim Fangen, Erhaschen, Bewältigen, Herunterschlucken der Nahrung, als Tastorgan, Geschmacksorgan und schließlich im Dienste der menschlichen Sprache zeigt eine Vielseitigkeit der Anpassungsfähigkeit, die kaum von einem anderen Organ erreicht wird, und macht sie zugleich für viele Formen zu einem für die Erhaltung des Lebens sehr wichtigen Gebilde.

Gaumenleisten.

Im Anschluß an die Zunge verdienen die queren Gaumenleisten Beachtung, die auf dem harten Gaumen der Säuger vorhanden sind und die Tätigkeit der gegen den Gaumen arbeitenden Zunge bei der Bewältigung der Nahrung wirksam unterstützen; aus ihnen gehen bei den Bartenwalen mächtige quere Hornplatten hervor, die Barten, die vom Gaumen in die Mundhöhle herunterhängen und an ihrem freien Rande sich in Hornfäden auflösen, so mit der Zunge einen Siebapparat bildend, durch den kleine mit dem Wasser aufgenommene Tiere zurückgehalten werden. Das Horn ist ein Erzeugnis des Epithels.

Mundhöhlendrüsen.

Endlich ist dann noch kurz der Mundhöhlendrüsen zu gedenken, die von der Aufgabe des Wasserlebens, also von den Amphibien an auftreten, auf den Zungen, den Lippen, Backen, dem Munddach und Mundboden ihren Sitz

haben können und nicht nur der Durchfeuchtung der Nahrung dienen, sondern auch chemisch wirksame Stoffe produzieren, wie den Speichel, oder das Gift der Giftschlangen, das, einer Oberlippendrüse entstammend, durch den Drüsengang in den Giftzahn geleitet wird.

Rumpfdarm. Allgemeines.

Der Betrachtung des Kopfdarmes schließen wir hier zunächst die des Rumpfdarmes an, an dem ganz allgemein drei Abschnitte, als Vorderdarm, Mittel- oder Dünndarm, End- oder Dickdarm unterscheidbar sind. Der Vorderdarm gliedert sich noch in Speiseröhre und Magen. Der gesamte Rumpfdarm stellt ein Rohr mit nicht sehr dicker Wandung dar, dessen innerste, zellige Schicht, das Epithel, dem Entoderm entstammt, während die übrigen aus Bindegewebe und glatter Muskulatur bestehenden Schichten von dem visceralen Blatte des mittleren Keimblattes geliefert werden. Der größte Teil des Rumpfdarmes liegt in der Leibeshöhle, an deren dorsaler Wand er durch ein Gekröse (*Mesenterium*), das den Übergang des visceralen Mesodermblattes in das parietale Blatt vermittelt, befestigt ist (Fig. 8). Dieses schematisch einfache Verhalten erleidet allerdings, namentlich bei den Säugern, mancherlei Störungen. Die Speiseröhre sowie der hinterste Teil des Enddarmes liegen nicht mehr im Bereiche der Leibeshöhle. Der gesamte Rumpfdarm durchzieht in seiner ersten Anlage den Körper in gerade gestrecktem Verlaufe, bewahrt aber nur beim Amphioxus und bei den Rundmäulern noch einigermaßen dieses primitive Verhalten, während er sonst durch beträchtliches Längenwachstum in mehr oder minder zahlreiche Windungen gelegt wird.

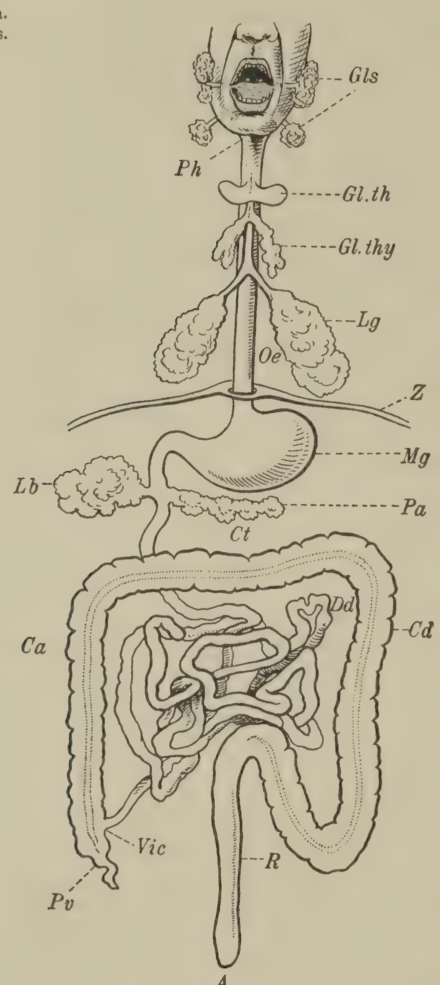


Fig. 55. Schematisches Übersichtsbild über den gesamten Darmtractus des Menschen. *A* After, *Ca* Colon ascendens, *Cd* Colon descendens. *Ct* Colon transversum, *Dd* Dünndarm, *Gls* Glandulae salivales, *Gl.th* Glandula thyreoidea, *Gl.thy* Glandula thymus, *Lb* Leber, *Lg* Lunge, *Mg* Magen, *Oe* Oesophagus, *Pa* Pankreas, *Ph* Pharynx, *Pr* Processus vermiformis, *R* Rectum, *Vic* Valvula ilio-colica, *Z* Zwerchfell.

Die Gliederung in die genannten Abschnitte, die beim Lanzettfischchen noch nicht durchführbar ist, ist auch bei den Schädeltieren nicht immer scharf ausgesprochen. Wo sie gut ausgebildet ist, bildet die Speiseröhre ein enges, wesentlich zur Zuleitung der Nahrung dienendes Rohr, dem als erweiterter Abschnitt der Magen folgt. In ihm erfolgt unter dem Einfluß des Sekretes spezifischer Magendrüsen die Verdauung. Durch eine Ringfalte von ihm ab-

gesetzt, schließt sich ihm der dünne und meist in mehr oder minder reichliche Windungen gelegte Mitteldarm an, in dem einmal die Aufsaugung des Darminhaltes, außerdem aber noch ein Teil der Verdauung erfolgt, letzteres vor allem durch das Sekret der beiden großen, dem Rumpfdarm zukommenden Drüsen, der Leber und der Bauchspeicheldrüse, die beide am Anfang des Mitteldarmes ihren Ursprung nehmen und mit ihren Mündungen somit die vordere Grenze desselben angeben, wenn, wie bei Rundmäulern und manchen kiefermäuligen Fischen, ein erweiterter Magenabschnitt fehlt. Der End- oder Dickdarm schließlich, der den Darminhalt herausleitet, aber auch noch aufsaugende Wirkungen ausübt, ist im allgemeinen durch wieder dickeres Kaliber, häufig auch noch dadurch von dem Mitteldarm abgesetzt, daß sich an seinem Anfang ein blinder Anhang des Darmrohres, der Blinddarm, findet.

Von den einzelnen Abschnitten des Rumpfdarmes ist es der Vorderdarm, der die meisten Besonderheiten bei den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere zeigt. Seine Scheidung in eine Speiseröhre und einen Magen fehlt, wie eben schon gesagt, noch bei manchen Fischen, ist aber bei anderen schon deutlich und erhält sich bei den landlebenden Wirbeltieren. Daß bei Formen mit langem Hals auch die Speiseröhre länger ist als bei solchen mit kurzem Hals, ist leicht verständlich. Manchmal tritt sie aus der Rolle eines bloßen Zuleitungsrohres für die Nahrung heraus: so kann sie durch Ausbildung besonderer Drüsen an der Verdauung teilnehmen (z. B. beim Frosch), oder durch Entwickelung horniger Papillen auf ihrer Schleimhaut, wie bei der großen Suppenschildkröte, zur Zerkleinerung der Bissen beitragen, oder endlich, wie bei Vögeln, eine Ausbuchtung, den sog. Kropf, entwickeln, der entweder nur zum Aufspeichern größerer Mengen von Nahrung Verwendung findet oder in seinem Innern ein Sekret absondert, das zur Ernährung der Jungen dient (Taubenmilch der Tauben). Der Magen, der bald längs, bald quer im Leibesraum gelagert ist und sich darin vor allem nach der Form des Körpers richtet (längsgestellt bei langem, quer bei breitem Körper), erleidet manchmal eine weitere Zerlegung in einzelne Abschnitte. So zerfällt er bei Vögeln in einen Drüsenmagen, in dem die chemische Beeinflussung der Nahrung vor sich geht, und einen sehr dickwandigen Muskelmagen, der mit der mächtigen Muskulatur seiner Wandung und unterstützt durch einen aus erstarrtem Drüsensekret gebildeten rauhen festen Überzug seiner Schleimhaut, den Inhalt mechanisch durcharbeitet und damit das nachholt, was, bei dem Mangel der Zähne, in der Mundhöhle nicht geleistet werden konnte. Die merkwürdigste Zerlegung des Magens zeigen aber doch die Wiederkäuer, die nicht weniger als vier einzelne Abschnitte unterscheiden lassen. Von diesen werden die zwei ersten zunächst zum Anfüllen mit Nahrung verwendet, die aber dann wieder in die Mundhöhle zurückbefördert wird, um nunmehr erst gründlich durchgekaut und durchspeichelt zu werden. Der abermalige Schluckakt führt sie dann in den dritten und vierten Abschnitt des Magens, die als die eigentlich verdauenden Abschnitte anzusehen sind. Übrigens lassen auch die Mägen anderer Pflanzenfresser mancherlei Besonderheiten und Unterschiede gegenüber den Mägen von Fleischfressern erkennen.

Vorderdarm.

Mitteldarm. Die Verschiedenheiten, die der Mitteldarm äußerlich darbietet, sind viel weniger in die Augen springend und beschränken sich im wesentlichen auf die Reichlichkeit der Schlingenbildungen und die Anordnung der Schlingen, Besonderheiten, die von funktionellen Momenten abhängig sind. Im Innern läßt die Schleimhaut mancherlei Faltenbildungen entstehen, unter denen eine nach ihrer Anordnung als Spiralfalte bezeichnete manchen Fischen zukommt. Ihre Bedeutung dürfte darin liegen, den Transport des Darminhaltes zu verlangsamen und so die bessere Ausnutzung desselben zu ermöglichen.

Enddarm. Der Enddarm erscheint bei Fischen zunächst als ein verdickter kurzer Abschnitt des Darmes mit geradem Verlaufe, der demnach in dieser Form auch als Rektum bezeichnet wird. Dieser Zustand bleibt auch zunächst noch bei den landlebenden Wirbeltieren bestehen und erfährt erst bei den Säugern eine Weiterbildung durch starkes Auswachsen des Enddarmes, dessen größerer Teil sich nun auch in eine Schlinge legt und damit als Kolon (Dickdarm im engeren Sinne) dem gerade bleibenden Endabschnitt, dem Rektum (geraden Darm) gegenübergestellt werden kann. An beiden bilden sich Bau-Besonderheiten aus. Da, wo der Dünndarm in den Dickdarm einmündet, entsteht im Innern des letzteren eine Schleimhautklappe, die den Rücktritt des Dickdarminhaltes in den Dünndarm verhindert. Der letzte Abschnitt des Enddarmes nimmt bei niederen Wirbeltieren als Kloake die Mündungen der Harn- und Geschlechtsorgane auf und erhält dadurch den Anstoß zu weiteren Umbildungen, denen wir bei den Harn- und Geschlechtsorganen begegnen werden.

Eine besondere Erwähnung verdient endlich noch die schon oben genannte blinde Ausbuchtung, die am Enddarm da entsteht, wo in ihn der Mitteldarm einmündet: der Blinddarm oder das Caecum. Schon bei manchen Amphibien angedeutet, ist es bei Reptilien weit verbreitet und fehlt auch den Vögeln gewöhnlich nicht. Hier sind sogar in der Regel zwei Blinddärme vorhanden, die im allgemeinen bei herbivoren Formen besser ausgebildet sind als bei karnivoren und damit auf eine besondere Bedeutung bei der Verdauung vegetabilischer Nahrung hinweisen. Gleiche Verschiedenheiten sind auch bei den Säugern erkennbar, wo gewöhnlich nur einer, und nur sehr selten zwei Blinddärme bestehen. Jener eine, der besonders bei manchen Huftieren und Nagern gut entwickelt ist, bei Raubtieren mehr zurücktritt, erleidet bei mehreren Formen, darunter dem Menschen, eine Rückbildung seines Endabschnittes zu einem mit engem Lumen versehenen wurmförmigen Anhängsel: dem Wurmfortsatz, der somit in die Reihe der rudimentären Organe gehört und beim Menschen bekanntlich, infolge der an ihm nicht selten auftretenden Erkrankungen, häufig operativ entfernt wird.

Leber und Bauchspeicheldrüse. Dem Rumpfdarm angeschlossen sind zwei große Drüsen, die Leber und die Bauchspeicheldrüse (das *Pancreas*). Beide nehmen ihre Entstehung von dem Anfangsteil des Mitteldarmes und verleihen diesem, indem sie in ihn ihre Sekrete ergießen, seine Fähigkeit, verdauend, d. h. chemisch verändernd auf die Nahrungsstoffe zu wirken.

Eine Leber hat man schon beim Amphioxus erkennen wollen in einem vom Anfang des Rumpfdarmes abgehenden Blindsack; sicher vorhanden ist sie bei Rundmäulern. Den Kiefermäulern kommt sie ohne Ausnahme zu. Sie entsteht stets an der ventralen Darmwand als einfache Ausstülpung, aus der weiterhin durch lebhaftes Wachstum und Sprossenbildung unter starker Beteiligung des Blutgefäßsystems ein großes drüsiges Organ von meist brauner Farbe hervorgeht. Schon bei den Rundmäulern erscheint es zweilappig. Von seinem Ausführungsgange aus kann eine Gallenblase, als besonderes Reservoir für die in der Leber abgesonderte Galle, ihren Ursprung nehmen.

Die Bauchspeicheldrüse entsteht ebenfalls vom Anfang des Mitteldarms, in nächster Nähe der Leber, und zwar sehr gewöhnlich (bei vielen Fischen, bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern) mit drei Anlagen, einer dorsalen und zwei ventralen. Dementsprechend können auch an dem ausgebildeten Organ mehrere selbständige Ausführungsgänge erhalten bleiben, doch kommt es auch oft zu einer Vereinigung derselben, wie auch Anschluß des Ausführungsganges der Bauchspeicheldrüse an den Lebergang nicht selten besteht. Das Verhalten des fertigen Organes schwankt im übrigen sehr.

Rathkesche Tasche.

Wir haben damit das Darmrohr und seine Anhangsgebilde, soweit sie im Dienste der Ernährung stehen, besprochen und müssen nun noch einmal zum Kopfdarm zurückkehren, um auch den Abkömmlingen desselben gerecht zu werden, die dieser Funktion entfremdet werden und auch morphologisch eine größere Selbständigkeit gegenüber dem Darmrohr erlangen. In erster Linie wurde da genannt die Rathkesche Tasche. Das ist eine taschenförmige Ausstülpung, die vom Dach der Mundhöhle, noch im ektodermalen Gebiete desselben, ihren Ursprung nimmt, bei allen Kiefermäulern sich abschnürt und als drüsiges Körperchen an die Unterfläche des Gehirns legt, hier den Hirnanhang (die Hypophyse) bildend, während sie bei den Rundmäulern in Zusammenhang mit dem Ektoderm bleibt, aber ganz merkwürdige, bereits (S. 480) geschilderte Umänderungen und Verlagerungen erleidet. Weiterhin kommen in Betracht die Schlundtaschen und die von ihnen ausgehenden Bildungen, ferner die luftführenden Anhänge des Darmrohres, Schwimmblase und Lungen, endlich die Schilddrüse. Sie alle nehmen ihren Ursprung von dem hinteren Teil der Kopfdarmhöhle, den man auch kurzweg als Kiementeil des Darmes bezeichnen kann. Das ihn auskleidende Epithel gehört durchaus dem Entoderm an; d. h. das ganze Gebiet liegt hinter der primären Rachenhaut, im Bereiche des Darmrohres selbst, und die ektodermale Mundbucht hat keinen Anteil mehr an ihm.

Sonstige Derivate des Kopfdarmes.

Atmungsorgane.

Von den genannten Organen werden die Schlundtaschen und die Lungen zu den Atmungsorganen; in ihnen lokalisiert sich somit eine Funktion, die bei den Amphibien sogar einem großen Teil der ganzen Mundhöhle zukommt: die des respiratorischen Gaswechsels, darin bestehend, daß aus den Blutgefäßen der betreffenden Schleimhautgebiete die bei der Organtätigkeit gebildete Kohlensäure in das Medium, das jene Schleimhäute berührt, mag es nun Wasser oder Luft sein, abgegeben wird, und dafür aus

diesem Medium neuer Sauerstoff in die Gefäße eintritt. Diese Aufgabe hat eine allen Atmungsorganen gemeinsame Eigentümlichkeit im Gefolge: während alle anderen Körperorgane durch ihr zuführendes Blutgefäß (die Arterie) sauerstoffreiches Blut erhalten und durch das abführende Gefäß (die Vene) sauerstoffarmes und dafür kohlensäurereiches Blut abgeben, bekommen die Atmungsorgane durch ihre zuführenden Gefäße gerade das „venöse", kohlensäurereiche, der Verbesserung bedürftige Blut überliefert und geben es durch die abführenden Gefäße in „arterialisiertem" Zustand, von seiner Kohlensäure befreit und mit Sauerstoff neu beladen, wieder ab. Eine sehr reiche Verästelung der feinsten Blutgefäße (des Kapillarnetzes) ist eine weitere, in ihrer Bedeutung leicht verständliche Eigentümlichkeit aller Schleimhautgebiete, in denen jener Gaswechsel erfolgt.

Kiemenapparat. Fassen wir nun zunächst den von den Schlundtaschen gebildeten Kiemenapparat und seine Abkömmlinge ins Auge. Sein erstes Auftreten wurde schon in dem entwickelungsgeschichtlichen Abschnitt kurz berührt: von den beiden Seitenwänden des Kiemendarmes aus bilden sich paarig angeordnete taschenförmige Ausstülpungen, die Schlundtaschen, und ihnen entgegen kommen von dem Ektoderm der äußeren Körperoberfläche flache rinnenförmige Einsenkungen, die Kiemenfurchen. Die Schlundtaschen begrenzen so an der Seitenwand der Kopfdarmhöhle, wie die Kiemenfurchen an der äußeren Körperoberfläche, die Substanzmassen, die man als Visceral- oder Kiemenbogen bezeichnet. Bei den wasserlebenden Anamniern treten diese Bildungen in den Dienst der Atmung, indem die Schlundtaschen in die Kiemenfurchen durchbrechen, so daß durchgehende Spalten, Schlund- oder Kiemenspalten zustande kommen, die aus der Kopfdarmhöhle nach außen auf die freie Körperoberfläche führen und in dieser Richtung vom Wasser durchströmt werden können. An der vorderen wie an der hinteren Wand dieser Spalten, d. h. an den die Spalten begrenzenden Kiemenbogen, bilden sich dann die Kiemen, bestehend aus zahlreichen Fältchen der Schleimhaut, die reich mit Blutgefäßen versorgt werden, und durch deren dünnes Epithel hindurch das Blut der Gefäße mit dem vorbeiströmenden Wasser in den oben erwähnten Gasaustausch treten kann. Bei den Amnioten, die niemals ein Stadium des Wasserlebens durchmachen, erfolgt nur noch hin und wieder ein Durchbruch der Schlundtaschen und Kiemenfurchen ineinander; häufig unterbleibt derselbe, und die Schlundtaschen bilden sich, nachdem sie manchmal noch bestimmten Organen den Ursprung gegeben haben, wieder zurück, ebenso wie die Kiemenfurchen.

In den besonderen Einrichtungen des ausgebildeten Kiemenapparates zeigen sich bei den Formen, die ihn zum Wasser-Atmungsapparat ausgestalten, weitgehende Unterschiede. Ganz abseits steht auch hier wieder der Amphioxus, und gerade das besondere Verhalten seines Kiemenapparates gehört zu den Merkmalen, die es unmöglich machen, in ihm etwa die Stammform aller Wirbeltiere zu sehen. Die Zahl der Kiemenspalten beim Amphioxus ist viel größer als die bei den Schädeltieren, nämlich über hundert, die einzelnen werden noch in mehrere Etagen geteilt, und ihre äußeren Mündungen, die anfangs auf der

äußeren Körperoberfläche liegen, werden im Laufe der Entwickelung von dieser abgeschlossen und in die Tiefe verlagert, indem auf jeder Seite eine Hautfalte jenes ganze Gebiet der Körperoberfläche in der Richtung von oben nach unten überwächst und sich in der ventralen Mittellinie mit der der anderen Seite vereinigt. Es kommt so zwischen der ursprünglichen Körperoberfläche des Kiemengebietes und jenen Falten ein Raum, der Peribranchialraum, zustande, der nur an einer Stelle der ventralen Mittellinie sich nach außen öffnet (mit dem *Porus branchialis*), im übrigen aber abgeschlossen ist (Fig. 9, Fig. 56). In ihn strömt somit das Wasser aus den Kiemenspalten zunächst, um dann erst durch den Branchialporus nach außen zu gelangen. In die Wand, die den Peribranchialraum außen abschließt und ursprünglich aus Faltenbildungen der Haut hervorging, wachsen weiterhin Muskeln sowie die Keimdrüsen hinein, so daß auch die Geschlechtsprodukte in den Peribranchialraum entleert werden. Für diese Einrichtung besteht bei den Kranioten nichts Analoges.

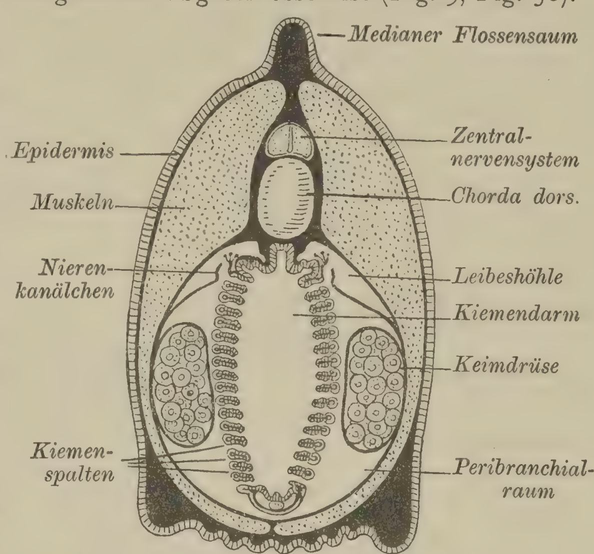


Fig. 56. Querschnitt von Amphioxus, Schema. Nach LANKESTER und BOVERI, geändert von BOAS.

Auch der Kiemenapparat der Cyclostomen zeigt eine Anzahl spezifischer Einrichtungen, steht aber, namentlich in der viel geringeren Zahl der Kiemenspalten, dem der kiefermäuligen Fische schon viel näher, welch letzterer, trotz mancher Besonderheiten der einzelnen Gruppen, doch im ganzen einem gemeinsamen Grundplan folgt. Die Zahl der Kiemenspalten ist hier selten größer als fünf, manchmal sogar noch geringer, wobei zu bemerken ist, daß dabei die vorderste, zwischen dem Kiefer- und dem Zungenbeinbogen gelegene Spalte nicht mitgerechnet ist, da dieselbe bei Knochenfischen, Doppelatmern und manchen Schmelzschuppern ganz verschwindet, bei anderen Schmelzschuppern und bei den Knorpelflossern aber zu einem engen hinter dem Auge gelegenen Kanal, dem Spritzloch, wird, das nur hin und wieder noch eine „Kieme" in seiner Wandung entwickelt und damit respiratorische Funktionen erhält, meist aber nur als Einführungsgang für das Atemwasser in die Mundhöhle dient. Die äußeren Öffnungen der Kiemenspalten finden sich bei Haien und Rochen frei auf der äußeren Körperoberfläche (und zwar seitlich bei den Haien, dagegen durch die weit nach vorn ausgedehnte Brustflosse an die Ventralfläche verdrängt bei den Rochen), bei den übrigen Fischen werden sie von einem Kiemendeckel, der von dem Zungenbeinbogen nach hinten vorwächst, überdeckt und in das Innere einer Höhle, der äußeren Kiemenhöhle, verlagert. Die

Fig. 59 zeigt das von einem Knochenfisch und läßt zugleich weitere Besonderheiten in der Anordnung der Kiemen erkennen, die die Knochenfische und Schmelzschupper gegenüber den Knorpelflossern (Fig. 58) auszeichnen. Der obere Teil des Kiemendeckels bei den Knochenfischen erhält eine Einlagerung von breiten Knochenplatten, der untere stellt eine Membran mit einzelnen eingelagerten knöchernen Strahlen dar, das ganze Gebilde ist vorn beweglich befestigt und wird bei den Atembewegungen abgehoben, um dem Atemwasser den Weg nach außen zu öffnen. Ein Filtrierapparat, durch verschiedenartige Vorsprünge am Eingang der Kiemenspalten gebildet, verhindert bei den Fischen das Eindringen fester Teile in die Spalten.

Es bleibt endlich noch der Tatsache zu gedenken, daß bei den Embryonen und Jungen vieler Fische (Haie und Rochen, Schmelzschupper, Doppelatmer, selbst einiger Knochenfische) sogenannte äußere Kiemen vorhanden sind, die bald die Form langer und dünner Fäden haben, bald baumförmig oder nach Art eines Kammes oder Federbartes verzweigte Gebilde darstellen und entweder an den Öffnungen der Kiemenspalten sitzen oder aus denselben heraushängen. Es scheinen Bildungen des äußeren Keimblattes zu sein.

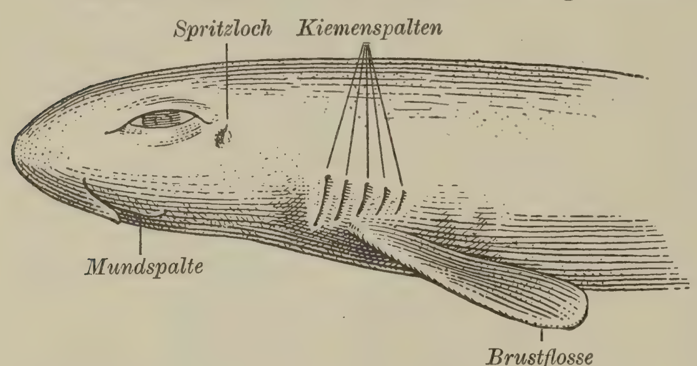


Fig. 57. Kopf eines Haifisches, von der linken Seite (vgl. Fig. 51).

Zum letztenmal tritt der Kiemenapparat als Atmungsorgan in Tätigkeit bei den Amphibien. Einige derselben behalten ihn dauernd bei, wie sie auch das Wasserleben nicht aufgeben, andere besitzen ihn nur während des Larvenstadiums, verlieren ihn aber bei der Metamorphose, d. h. beim Übergang zum Landleben. Die ersteren, die als fischähnliche Amphibien (*Ichthyoden*) zusammengefaßt werden, verhalten sich darin verschieden, daß einige von ihnen äußere Kiemenbüschel an den Öffnungen der Kiemenspalten besitzen, wie z. B. der blinde Olm, der in den Höhlen des Karst lebt, während andere diese verlieren und nur eine Kiemenspalte beibehalten. Die übrigen Amphibien besitzen Kiemenspalten und äußere Kiemenbüschel nur während des Larvenlebens, und zwar mit mancherlei besonderen, von dem Verhalten der Fische abweichenden Einrichtungen, deren Darstellung hier unterbleiben muß. Die Erfahrungen an dem bekannten Axolotl, den man früher zu den fischähnlichen Amphibien zählte, bis es gelang, ihn zur Umwandlung in einen Landsalamander zu zwingen und damit seine Natur als einer Larvenform nachzuweisen, haben zu der Anschauung geführt, daß auch alle jetzt noch als fischähnliche Amphibien bezeichneten Geschöpfe nicht selbständige Formen sind, sondern geschlechtsreif gewordene Larvenformen von salamanderähnlichen Landamphibien mit

einer ganzen Menge selbständiger besonderer Anpassungen an das Larvenleben. Damit wäre ihnen der Charakter als besonders ,,primitiver" Amphibien, den man ihnen früher zuschrieb, genommen.

Schlundtaschen der Amnioten.

Mit den Amphibien hat der Kiemenapparat seine Rolle als Atmungsapparat ausgespielt. Bei den Amnioten kommen Schlundtaschen zwar embryonal noch in verschiedener Zahl (meist 4 oder 5) zur Anlage, doch meist nicht mehr zum Durchbruch nach außen. Aber doch dürfen sie nicht kurzweg als bedeutungslose Bildungen angesehen werden, die etwa lediglich dem Vererbungsgesetze zufolge immer wieder erscheinen. Vielmehr lassen sie mancherlei Organe entstehen und beweisen damit eben ihre Existenzberechtigung. So geht schon bei den Fröschen von der ersten, zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen gelegenen Tasche, die nicht zum Durchbruch kommt, die Entstehung eines großen Raumes, der Paukenhöhle aus, die das Gehörknöchelchen umwächst und sich bis zu der äußeren Haut ausdehnt. Da sie in den Dienst des Gehörorgans tritt, so sind wir ihr schon bei diesem begegnet. Bei den Amnioten wiederholt sich ihre Bildung; nur bei den Schlangen unterbleibt sie. Weiter nimmt schon bei Haien von dem Epithel mehrerer Kiementaschen ein besonderes Organ, die Thymusdrüse, seinen Ursprung, und dieses Organ erhält sich bis herauf zum Menschen als Abkömmling von meist mehreren Kiementaschen.

Paukenhöhle.

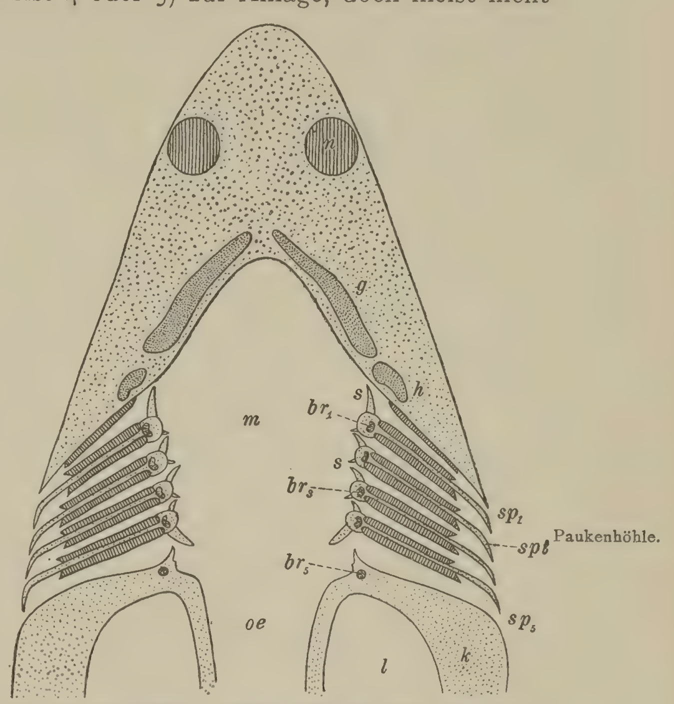


Fig. 58. Wagerechter Schnitt durch den Kopf eines Haies (Acanthias), schematisiert. Die Visceralbogen sind punktiert, die Kiemenblättchen schraffiert. br_1, br_3, br_5 erster, dritter, fünfter Kiemenbogen, *g* oberer Abschnitt des Kieferbogens (Palatoquadratknorpel), *h* Zungenbeinbogen, *k* Leibeswand, *l* Leibeshöhle, *m* Mundhöhle, *n* Riechgrube, *oe* Speiseröhre, *s* Stäbchen am Innenrande der Kiemenbogen (Seihapparat), sp_1 erste, sp_5 fünfte Kiemenspalte, *spt* Scheidewand zwischen zwei Kiemenspalten. Nach Boas.

Thymusdrüse.

Epithelkörperchen.

Andere hierher gehörige Bildungen sind die Epithelkörperchen, die als ,,Drüsen mit innerer Sekretion", d. h. als Organe, die einen für gewisse Funktionen des Organismus notwendigen Stoff erzeugen, auch beim Menschen neuerdings Beachtung finden. Wir müssen uns mit der bloßen Nennung dieser Organe begnügen, ebenso mit der Erwähnung der sog. postbranchialen Körper, die hinter der letzten Schlundtasche und nach Art einer solchen entstehen. Alle diese Bildungen zeigen, daß die Aufgabe der Schlundtaschen mit der Herstellung des Atmungsapparates der kiemenatmenden Wirbeltiere nicht erschöpft ist.

Postbranchiale Körper.

Luftführende Anhangsorgane des Kopfdarmes

Die luftführenden Anhangsorgane des Kopfdarmes sind die Schwimmblase und die Lungen.

Schwimmblase. Von diesen stellt die auf Schmelzschupper und Knochenfische beschränkte Schwimmblase eine fast stets einheitliche, gasgefüllte, dünn- aber festwandige Blase dar, die dorsal von dem Darmrohr liegt und entweder mit diesem noch durch einen sehr engen Luftgang in Verbindung steht oder, infolge von Schwund des Luftganges, vollständig nach außen abgeschlossen ist. Die Blase, die mancherlei besondere Formen darbietet, entsteht als Ausstülpung vom Kopfdarm aus, doch kann die Einmündungsstelle sich später rückwärts verschieben. Funktionell stellt sie einen hydrostatischen Apparat dar, der in hier nicht näher zu erörternder Weise dem Fisch Steigen und Sinken im Wasser, sowie Änderung in der Richtung der Längsachse seines Körpers (Heben oder Senken des Kopfes) gestattet, ihn zugleich aber an bestimmte Tiefen und damit an einen bestimmten Wasserdruck bindet. Reichliche Nervenendigungen in ihrer Wandung verleihen ihr gleichzeitig die Bedeutung eines Sinnesorganes, das auf den wechselnden Druck des Wassers reagiert und zweckmäßige Schwimmbewegungen, nach Tiefen mit höherer oder geringerer Druckspannung, auslöst. Auch Atmungsfunktionen kommen ihr bei manchen Formen zu. Bei einigen Knochenfischen bildet sich aus umgewandelten Rippen- und Wirbelteilen eine Kette kleiner Knöchelchen, die sich an das Vorderende der Schwimmblase anschließt und eine Übertragung des Druckes derselben auf die Flüssigkeit in der Umgebung des Rückenmarks und des Gehirns vermittelt (Weberscher Apparat). Auch hierdurch dürften auf dem Wege über die Zentralorgane des Nervensystems zweckmäßige Schwimmbewegungen je nach dem auf der Schwimmblase lastenden Druck ausgelöst werden.

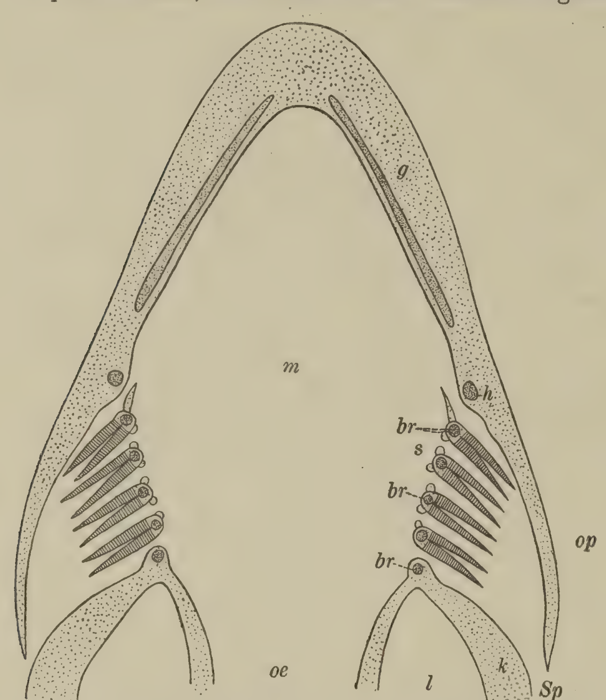


Fig. 59. Wagerechter Schnitt durch den Kopf eines Knochenfisches (Dorsch), oberhalb der Mundöffnung; etwas schematisiert. Buchstaben wie in Fig. 58, mit Ausnahme von: *op* Kiemendeckel, *Sp* äußere Öffnung der Kiemenhöhle. Der obere Abschnitt des Kieferbogens (*g*) ist hier teilweise verknöchert. Nach Boas.

Die morphologische Stellung der Schwimmblase zu der Lunge ist noch nicht klar. Als Hauptunterschied gilt, daß die Schwimmblase, mit wenig Ausnahmen, von der Dorsalwandung des Kopfdarmes entsteht, während die Lunge stets eine Ausstülpung der ventralen Wand desselben darstellt. So nehmen manche Autoren (z. B. Wiedersheim) an, daß beide Organe als selbständige Bildungen des Kopfdarmes zu betrachten sind, ohne nähere Beziehungen zu-

einander, während andere eine stattgehabte Wanderung der Ausmündungsstelle vermuten. In welcher Weise diese zu denken wäre, darüber gehen die Ansichten aber wieder auseinander.

Die Lungen entstehen jedenfalls stets von der Ventralwand des Kopfdarmes aus, in dem Gebiet hinter den Kiemenspalten. Man hat infolgedessen auch ihre Bildung, ebenso wie die der Schwimmblase, in engere Beziehung zu den Kiementaschen bringen, sie von diesen ableiten wollen, doch ist das einstweilen noch durchaus Hypothese. Neueren Angaben zufolge entstehen sie (wenigstens bei Amphibien, Schildkröten, Vögeln) als paarige Ausbuchtungen der ventralen Darmwand, die aber mit ihren Anfangsteilen sich bald zu einem unpaaren Abschnitt vereinen. Dieser unpaare Abschnitt wächst dann als solcher weiter aus, und ebenso vergrößern sich die beiden paarigen Säcke, in Lungen.

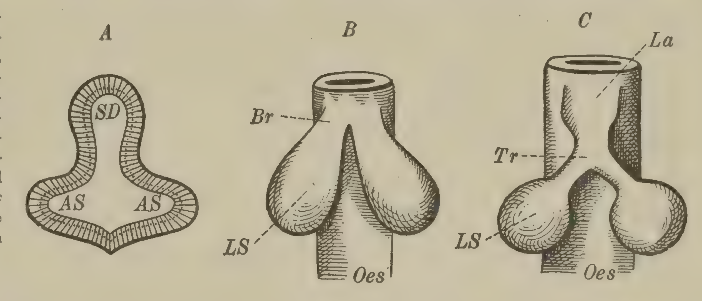


Fig. 60. *A* Lungenanlage bei Amphibien und Schildkröten (Querschnitt). *SD* Primärer Vorderdarm, *AS* seitliche Aussackungen desselben. *B*, *C* spätere Entwicklungsstadien, in welchen es zur allmählichen Herausbildung eines Lungensackes (*LS*), primitiver Bronchien (*Br*), einer Trachea (*Tr*) und eines Kehlkopfes (*La*) kommt, *Oes* Oesophagus. *B* und *C* stellen die Vorderansicht dar. Alle Figuren sind schematisch gehalten. Nach WIEDERSHEIM.

die er sich fortsetzt. Auf verhältnismäßig einfachem Zustande bleibt der ganze Apparat bei den Doppelatmern *(Dipnoi)* stehen, dagegen beschreiten die Amphibien den Weg zu höherer Entfaltung, indem bei ihnen, zunächst im Gebiet des unpaaren Abschnittes, jederseits Knorpelteile zur Stütze desselben auftreten, die vielleicht auf die fünften Kiemenbogen der Fische zurückzuführen sind. Indem an diesem „primären Kehlkopfskelett" Öffnungs- und Schließmuskeln ansetzen, wird ein vortrefflicher Schlußmechanismus geschaffen, der selbst ein so blitzschnelles Öffnen und Schließen des Eingangs zu den Lungen ermöglicht, wie wir es etwa bei der Atmung des Frosches beobachten können. Denn bei diesem wie bei den Amphibien überhaupt ist jener Eingang für gewöhnlich geschlossen und öffnet sich nur ganz vorübergehend, wenn durch eine Schluckbewegung des Mundhöhlenbodens die Luft von der Mundhöhle aus in die Lungen gepreßt werden soll. Der Frosch zeigt uns aber noch eine andere Einrichtung, deren Auftreten an jene Skeletteile geknüpft ist: im Innern des unpaaren Lungen-Eingangsraumes finden sich vorspringende Schleimhautfalten, Stimmlippen, die, von eingelagerten elastischen Stimmbändern gestützt, durch die vorbeistreichende Luft zum Schwingen und damit zum Erzeugen der bekannten quakenden Töne gebracht werden können. So ist also zu der ersten Funktion jenes Eingangsabschnittes, ein Verschluß- und Öffnungsapparat zu sein, eine zweite, die der Stimmerzeugung, hinzugekommen, und jener Abschnitt verdient nun voll die Bezeichnung Stimmlade, die man ihm gegeben hat. Bei den langschwänzigen Amphibien mit ihrem langgestreckten Körper ist statt einer kurzen Stimmlade ein längeres, jetzt als Luftröhre bezeichnetes

Rohr vorhanden, an dessen Anfang jener Verschluß- und Öffnungsapparat als Kehlkopf erhalten bleibt. Zur Ausbildung von Stimmbändern kommt es in ihm nicht, wohl aber ist das Knorpelskelett vorhanden, das auch schon mancherlei Sonderungen bei den Amphibien erkennen läßt. Als Ausgangsform kann ein einheitlicher Knorpel (Seitenknorpel) auf jeder Seite des Kehlkopfeinganges gelten (*Necturus*), von diesem gliedert sich bei den Salamandriden ein vorderes Stück als Stell- oder Gießbeckenknorpel gegenüber dem hinteren nun als Ringknorpel bezeichneten Stück ab; endlich lösen sich, z. B. bei Siren, von diesem noch kleine Knorpelchen ab, die die Wand der Luftröhre stützen. Auch dem Frosch kommen zwei Gießbeckenknorpel und ein Ringknorpel zu, der aus der Verschmelzung der zwei seitlichen entstanden ist; an den Gießbeckenknorpeln sind innen die Stimmbänder angebracht.

Mit der Gliederung des unpaaren Anfangsteiles der Lungensäcke in Kehlkopf und Luftröhre sind Einrichtungen getroffen, die bei allen Amnioten erhalten bleiben. Zugleich erfolgt eine weitere Sonderung: die Ausbildung zweier Luftröhrenäste als Übergang der Luftröhre in die beiden Lungensäcke. Auch diese Luftröhrenäste können bedeutend auswachsen. Am Kehlkopf erhält sich das primäre Kehlkopfgerüst, gewöhnlich aus zwei paarigen Stellknorpeln und einem unpaaren Ringknorpel zusammengesetzt; zu ihm kommt bei den Säugern ein weiterer Knorpel, der Schildknorpel, der aus der Verschmelzung des zweiten und dritten Kiemenbogenknorpels hervorgeht. Da infolge des veränderten Atmungsmechanismus (die Amnioten saugen die Luft in die Lungen, durch Erweiterung der Räume, in denen diese liegen) der Kehlkopf für gewöhnlich offen steht, so spielt die Muskulatur an seinem Eingang wohl vor allem eine Rolle beim Schluckakt, um das Eindringen von Speisen in den Kehlkopf zu verhindern. Bei Säugern steht auch die Entwickelung eines Kehldeckels vor dem Kehlkopfeingang mit dieser Aufgabe in Verbindung. Zur Entstehung von Stimmbändern im Kehlkopf und damit zur Möglichkeit der Stimmerzeugung kommt es bei manchen Reptilien (Geckonen), sowie bei den Säugern, und unter diesen wieder wird sie beim Menschen unter weitgehender Sonderung der Muskeln zu hoher Leistungsfähigkeit gesteigert. Dagegen findet die Stimmbildung bei den Vögeln nicht in dem bisher besprochenen, sondern in einem unteren Kehlkopf statt, der sich als Besonderheit der Klasse weiter unten an der Luftröhre, meist an ihrer Teilungsstelle in die zwei Luftröhrenäste, ausbildet.

Werfen wir endlich noch einen Blick auf die Lungensäcke, so finden wir dieselben bei Doppelatmern wie bei Amphibien als dünnwandige, manchmal rechts und links ungleich ausgebildete Säcke mit einem großen zentralen Innenraum, von dem aber häufig schon durch leistenförmige netzförmig angeordnete Vorsprünge der Wand ein System kleiner der Wand anliegender Räume (Alveolen) abgekammert wird. Damit ist eine Vergrößerung der atmenden inneren Oberfläche des Sackes erreicht. Bei den Amnioten macht die Ausbildung von Scheidewänden, die in das Innere der Lunge einwachsen, Fortschritte und führt schließlich zu einer völligen Zerlegung des ursprünglichen einheitlichen Raumes in eine große Menge kleinerer Räume. Bei den Säugern schließt sich so an jeden

Luftröhrenast eine die Lunge durchsetzende Fortsetzung desselben (als Stammbronchus) an und entsendet eine Anzahl reich verästelter Seitenbronchi, an deren letzte Verzweigungen sich endlich die Endbläschen (Alveolen) anschließen. Letztere sind dann die Hauptstätten, in denen der respiratorische Gasaustausch erfolgt, während die meisten der größeren und kleineren Gänge nur als Wege für das Hin- und Herstreichen der Luft dienen. Schon bei manchen Reptilien setzen sich, ebenso wie bei Vögeln und Säugern, ringförmige oder unregelmäßig gestaltete Knorpelstücke auf die Wandung der Luftröhrenäste und ihre Verzweigungen bis tief hinein in die Lunge fort.

Als ganz besondere Eigentümlichkeit der Vögel haben wir noch große dünnwandige Luftsäcke zu erwähnen, die als Fortsetzungen des Hohlraumsystems der Lungen in die Brust- und Bauchhöhle, an den Hals und selbst in die Knochen eindringen. Es wird ihnen eine besondere Bedeutung für die Atmung des Vogels während des Fliegens zugeschrieben.

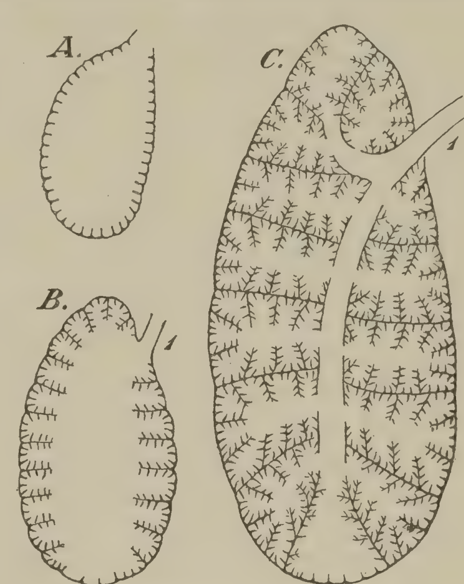


Fig. 61. Schematische Darstellung der zunehmenden Komplizierung der Lungeninnenfläche. *1* Bronchus. Aus HESSE-DOFLEIN.

Schilddrüse.

Zu den Abkömmlingen des Kiemendarmes gehört nun endlich noch die Schilddrüse. In ihrer ursprünglichen Form findet sie sich unter den Wirbeltieren bei den Larven der Neunaugen, den sog. Querdern: hier stellt sie eine am Boden des Kiemendarmes gelegene Einsenkung desselben dar, der wohl die Bedeutung einer Drüse zukommt. In dieser Form vermittelt sie den Anschluß an eine ähnliche, nur ausgedehntere Rinne, die Hypobranchialrinne, die sich beim Amphioxus und, was von besonderer Wichtigkeit ist, auch schon bei Tunikaten findet. Beim umgewandelten Neunauge schnürt sich die Rinne ab und wandelt sich unter Bildung von Sprossen und Abtrennung derselben in eine Summe geschlossener Follikel, d. h. verschieden geformter Schlauchstücke um. Einen ähnlichen Entwickelungsgang zeigt die Schilddrüse der übrigen Wirbeltiere: sie entsteht als hohle Ausstülpung am Boden der Mundhöhle in der Mittellinie, wächst dann aus, verliert die Verbindung mit der Mundhöhle und wird zu einem Organ, in dem eine Summe kleinerer und größerer geschlossener Follikel durch Bindegewebe zu einem kompakten Körper vereinigt wird. Die Lage der ausgebildeten Schilddrüse ist nicht immer gleich: sie findet sich bald mehr vorn, bald mehr hinten am Hals; auch zeigt das Organ vielfach eine Teilung in zwei Lappen oder sogar eine Zerlegung in zwei selbständige Organe. Ein Ausführungsgang besteht nie. Daß die Vergrößerung der Schilddrüse beim Menschen als „Kropf“ bezeichnet wird, sei als bekannt nur kurz noch erwähnt.

7. Gefäßsystem (Organe des Kreislaufes).

7. Gefäßsystem. (Organe des Kreislaufes.) Aufgaben. Allgemeine Übersicht.

Dem Gefäßsystem fällt die Aufgabe zu, die aus dem Darm entnommenen Nahrungsstoffe sowie den Sauerstoff aus den Atmungsorganen den einzelnen Teilen des Körpers zuzuführen und die Produkte der Organtätigkeit aus denselben fortzuschaffen. Als Beförderungsmittel für alle die genannten Stoffe dienen die Körperflüssigkeiten, die bei den Kranioten in zwei Formen, als Blut und Lymphe, vorhanden sind (s. den Abschnitt über Zellen und Gewebe). Dadurch ist bei allen Schädeltieren auch die Unterscheidung eines Blut- und eines Lymphgefäßsystems bedingt, als zweier selbständiger Kanalsysteme, von denen das letztere allerdings in das erstere einmündet. Das Blutgefäßsystem ist ausgezeichnet durch den Besitz eines muskulösen Herzens, das als kräftiger Motor das Blut aus dünnwandigen Gefäßen (Venen) ansaugt und in dickwandige Arterien oder Schlagadern hineinwirft, die, vielfach verzweigt, es den einzelnen Organen zuführen. In diesen erfolgt der Übergang der Arterien in Haargefäße (Kapillaren), durch deren dünne Wandungen hindurch ein Austausch von Gasen und Flüssigkeiten zwischen dem Gefäßinhalt und den Geweben stattfinden kann. Die aus dem Kapillarnetz hervorgehenden Blutadern oder Venen führen dann das Blut zum Herzen zurück. Dieses ganze Rohrnetz kann, wie bereits anderweitig gesagt wurde, mit Ausnahme geringfügiger Unterbrechungen als gegen die Körpergewebe abgeschlossen betrachtet werden, so daß eben nur durch die dünnen Wände der Kapillaren hindurch der erwähnte Stoffaustausch erfolgen kann. (Eine Unterbrechung des geschlossenen Blutgefäßnetzes, d. h. Öffnung desselben gegen das umgebende Gewebe, scheint in der Milz, wenigstens bei manchen Wirbeltieren, zu bestehen.) Die ernährende Flüssigkeit, die aus den Haargefäßen in die verschiedenen Gewebe ausgetreten ist, bewegt sich, als Lymphe, zunächst in den Spalträumen der Gewebe und wird dann erst in geschlossene Bahnen übergeführt, die schließlich in die Venen, also in die Blutbahn, einmünden. Auch in den Verlauf der Lymphgefäßbahnen sind manchmal besondere Motoren, Lymphherzen, eingeschaltet. Im Gegensatz zu dem Blutgefäßsystem ist somit das Lymphgefäßsystem nicht überall als geschlossenes Rohrnetz vorhanden, sondern nimmt seinen Anfang in den verschiedenen Spalträumen der Gewebe, namentlich des Bindegewebes. Eine besondere Bedeutung kommt noch dem im Darmkanal wurzelnden Abschnitt des Lymphgefäßsystems zu, da derselbe aus dem Darm Ernährungsstoffe als Chylus aufnimmt und weiterhin der Blutbahn zuführt. — Die scharfe Trennung eines Blut- und eines Lymphgefäßsystems besteht noch nicht beim Amphioxus. Hier ist nur ein Blutgefäßsystem vorhanden, dessen Inhalt im Gegensatz zu dem Blut der Kranioten farblos ist. Besondere Lymphräume sind zwar vorhanden, bilden aber noch kein zusammenhängendes System. Eine weitere Eigentümlichkeit des Amphioxus besteht darin, daß ein eigentliches muskulöses Herz fehlt, und statt dessen besondere, durch Kontraktilität ausgezeichnete Gefäßstrecken die Aufgabe übernehmen, die Körperflüssigkeit vorwärts zu bewegen. Abgesehen hiervon zeigt aber die

Anordnung des Gefäßsystems beim Amphioxus eine weitgehende Übereinstimmung mit dem der Kranioten, das uns allein im folgenden noch etwas genauer beschäftigen soll.

Entwickelungsgeschichtlich ist das Gefäßsystem wohl ausschließlich dem mittleren Keimblatt zuzuschreiben, in dessen verschiedenen Gebieten es in Form von Spaltbildungen auftritt. Auf die schwierigen Vorgänge bei der Bildung des Herzens kann hier nicht eingegangen werden.

Blutgefäßsystem, Anordnung der Kreislaufgebiete.

Die wichtigsten Unterschiede, die das Blutgefäßsystem bei den Wirbeltieren aufweist, sind gegeben in der Anordnung der beiden Kreislaufgebiete, des der Atmung dienenden sog. kleinen Kreislaufgebietes zu dem großen oder Körperkreislaufgebiet. Die der Wasseratmung dienenden Kiemen sind an anderer Stelle in den Kreislauf eingefügt als die der Luftatmung dienenden Lungen.

Anordnung bei reiner Kiemenatmung

Bei Fischen mit reiner Kiemenatmung sind beide Gebiete hintereinander angeordnet, in der Art, daß das Körperkreislaufgebiet dem respiratorischen Gebiet folgt. Die Fig. 62 mag das erläutern. Das Herz der Fische, das hinter dem Kiemenapparat ventral vom Darmrohr liegt, ist einfach und venös, d. h. es wird nur von venösem Blute durchströmt. Ein besonderer Herzabschnitt, der Venensinus *(s. v.)*, nimmt das Blut, das aus dem Körper zurückströmt, auf und übergibt es dem nächsten Abschnitt, dem Vorhof *(au)*. Aus diesem gelangt es in einen sehr dickwandigen Kammer-Abschnitt *(v)*, dessen Zusammenziehung es dem Herzbulbus *(c. art.)* weitergibt. Klappen, die sich nur in der angegebenen Stromrichtung öffnen, sorgen dafür, daß bei den rhythmisch aufeinanderfolgenden Zusammenziehungen der einzelnen Herzabschnitte das Blut nicht etwa einmal in der entgegengesetzten Richtung getrieben wird. An den Herzbulbus schließt sich dann ein unpaarer Gefäßstamm (*Truncus arteriosus*, ventrale Aorta *v. ao*) an, der unter dem Kiemenapparat in der Mittellinie nach vorn verläuft und die einzelnen zuführenden Kiemengefäße *(a. br. a.)* zu den Kiemenbogen entsendet. Diese Gefäße steigen zur Seite des Kiemendarmes in den Kiemenbogen auf und lösen sich in den Kiemen in ein reiches Netz von Haargefäßen auf, die in den Kiemen in nahe Berührung mit dem Atemwasser kommen (s. Kiemenapparat). Aus dem Kapillarnetz sammeln dann abführende Kiemengefäße *(e. br. a.)* das nunmehr mit Sauerstoff beladene (arterialisierte) Blut, verlassen die Kiemenbogen an ihrem oberen Ende und vereinen sich zu einem über denselben gelegenen Längsstamm, der hinten mit dem entsprechenden der anderen Seite zu dem unpaaren Hauptgefäß des Körperkreislaufgebietes, der unpaaren dorsalen Aorta *(d. ao.)* zusammentritt. Aus dieser, die unter der Wirbelsäule nach hinten zieht, gehen dann die Gefäße für die verschiedenen Organe des Rumpfes einschließlich der Extremitäten ab; von einer vorn am Kopfe gelegenen Verbindung beider Längsstämme entspringen gewöhnlich die Arterien für das Kopfgebiet. Aus allen den verschiedenen Teilen des Körperkreislaufgebietes sammeln dann Blutadern (Venen) das Blut und führen es zum Herzen zurück. Doch besteht an zwei Stellen eine Besonderheit. Das Blut, das aus den verschiedenen Teilen des Darmrohres kommt und mit Nahrungs-

stoffen beladen ist, wird nämlich von einer Vene gesammelt, die nicht sofort in das Herz, sondern zunächst in die Leber geht. In dieser erfolgt aufs neue ein Übergang der Vene in ein Netz von Haargefäßen, das zu den Leberzellen in enge Berührung tritt und ihnen das Material für die Bereitung der Galle zuführt. Somit besteht für die Leber außer der Leberarterie auch noch eine Vene, die Blut in das Organ hineinführt, eine sog. Pfortader der Leber *(h.p.v.)*, und das Blut dieses Pfortader-Kreislaufgebietes macht somit zweimal eine Verteilung in ein Haargefäßnetz durch: im Darm und in der Leber. Aus der Leber wird dann sämtliches Blut durch eine Lebervene *(h.v.)* abgeführt, die gewöhnlich selbständig in den Venensinus des Herzens einmündet. Eine ganz entsprechende Einrichtung besteht an den Nieren: auch diese erhalten durch je eine Pfortader (die neben der Nierenarterie besteht) venöses Blut (aus dem Schwanz) zugeführt, und geben es in verändertem Zustand durch die Nierenvenen wieder ab.

Fig. 62. Seitliche Ansicht des Gefäßsystems eines Hundshaies. Halbschematisch. *a.br.a* zuführende Kiemengefäße, *au* Herzvorhof, *br.cl* Kiemenspalten, *c.a* Carotis (Hauptschlagader des Kopfes), *c.art* Haupt-Arterienstamm, *cd.a* Schwanzarterie, *cd.v* Schwanzvene, *cl.a* Arteria coeliaca (Schlagader für Magen und Leber), *crd.v* Vena cardinalis posterior (Hauptblutader der hinteren Körperhälfte), *d.ao* dorsale Aorta, *e.br.a* abführende Kiemengefäße, *gon* Geschlechtsdrüse, *h.a* Leber-Schlagader, *h.p.v* Leberpfortader, *h.v* Lebervene, *il.a* Arteria iliaca (Schlagader der hinteren Extremität), *il.v* Vena iliaca, *int* Darm, *j.v* Vena jugularis (Vene des Kopfes), *k* Niere, *lat.v* Vena lateralis, *lr* Leber, *ms.a* Arteria mesenterica (zu Darm, Pancreas, Milz), *pn* Pancreas, *pr.cv.v* Ductus Cuvieri, *r.a* Arteria renalis (Nieren-Schlagader), *r.p.v* Nierenpfortader (in der Niere, *k* kapillär sich auflösend), *r.v* rückführende Venen der Niere, *scl.a* Arteria subclavia (Schlagader der vorderen Extremität). *scl.v* Vena subclavia, *sp.a* Arteria spermatica (zur Geschlechtsdrüse, *gon*), *sp.v* Vene der Geschlechtsdrüse, *spl* Milz, *st* Magen, *s.v* Sinus venosus des Herzens, *v* Ventrikel (Herzkammer), *v.ao* ventrale Aorta. Nach T. J. Parker, aus Wiedersheim.

Anordnung bei reiner Lungenatmung.

Recht anders sieht das Schema aus, das uns das Verhalten des Kreislaufs bei einem Vogel oder einem Säuger veranschaulicht (Fig. 63). Hier ist das Herz seiner ganzen Länge nach in eine rechte und eine linke Hälfte geteilt, von denen eine jede aus einem Vorhof und einer Kammer besteht. Ein besonderer Venensinus ist nicht mehr vorhanden: derselbe ist in den rechten Vorhof aufgegangen;

ebenso fehlt ein besonderer Herzbulbus. Die beiden Kreislaufgebiete sind jetzt nicht mehr hinter-, sondern nebeneinander angeordnet, so daß sowohl das venöse wie das arterielle Blut durch das Herz hindurchgeführt wird: das venöse durch die rechte, das arterielle durch die linke Hälfte. Das aus dem Körper zurückkehrende Blut wird durch die Hauptvenenstämme zunächst in den rechten Vorhof und von hier in die rechte Kammer geleitet, die es durch die Lungenarterien in die Lungen treibt. Hier wird es ,,durchgeatmet" und gelangt in arterialisiertem Zustand durch die Lungenvenen wieder heraus. Statt nun aber sofort in die Körperorgane geleitet zu werden, kommt es mit der Lungenvene wieder in das Herz zurück, diesmal jedoch in die linke Hälfte desselben, durchströmt den linken Vorhof und die linke Kammer und wird von dieser in die Aorta geworfen, von der sämtliche Gefäße des Körperkreislaufes entspringen. Aus den Körperorganen sammeln die Körpervenen das Blut und führen es zum Herzen zurück, wobei, wie bei den Fischen, das Darmblut zunächst durch die Pfortader in die Leber geführt wird und hier noch einmal ein Kapillarnetz zu durchströmen hat, ehe es durch die Lebervene dem Herzen zugeleitet wird. Dagegen fehlt ein Pfortaderkreislauf der Nieren. Somit ist hier bei der Lungenatmung die Anordnung grundsätzlich die gleiche wie bei der Kiemenatmung: das venöse Körperblut wird zunächst dem Reinigungsapparat der Atemorgane übergeben, um dann erst in besserem Zustande den Körperorganen zugeführt zu werden; dadurch aber, daß es dazwischen noch einmal durch das Herz geleitet wird, gelangt es unter unmittelbarere Wirkung dieses Motors, der nun mit einer Zusammenziehung beide Blutarten weiter treibt und sowohl das kleine wie das große Kreislaufgebiet speist. Rein räumlich betrachtet sind diese beiden Gebiete mehr nebeneinander angeordnet.

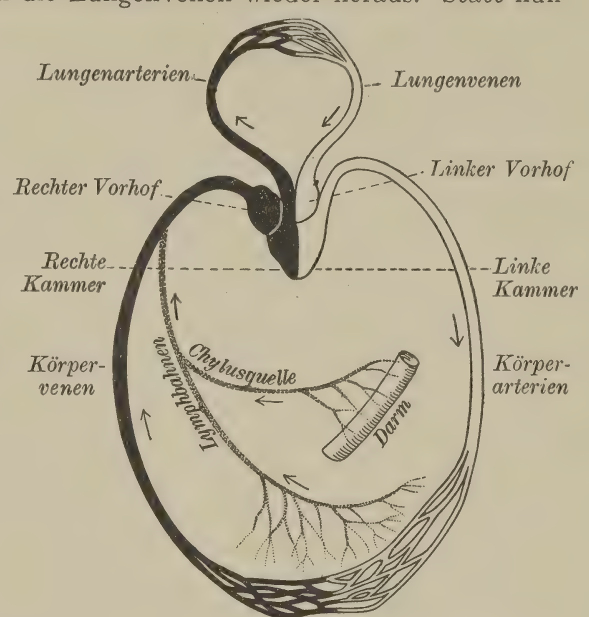


Fig. 63. Schematische Darstellung des Gefäßsystems mit den Lymph- und Chylusgefäßen. Nach GEGENBAUR.

Die Übergänge zwischen den beiden geschilderten Zuständen festzustellen, die Herausbildung des einen aus dem anderen zu verfolgen, ist eine der interessantesten Aufgaben der Wirbeltier-Morphologie. Wir können ihr hier nicht weiter nachgehen und müssen uns begnügen, der gegebenen Schilderung nur noch wenige Ergänzungen zuzufügen.

Teilung des Herzens in zwei Hälften.

1. Die Teilung des Herzens in eine rechte und eine linke Hälfte bahnt sich bei den Amphibien an und führt hier zunächst zu einer Teilung des Vor-

hofes; bei den Reptilien bildet sich allmählich auch die Teilung des Kammerabschnittes aus, ohne aber ganz vollständig zu werden. Letzteres ist erst bei Vögeln und Säugern der Fall. Somit ist bei Amphibien noch die Möglichkeit gegeben, daß in dem einheitlichen Kammerabschnitt eine Vermischung der beiden aus dem linken und dem rechten Vorhof kommenden Blutarten erfolgt, mithin den Körperorganen das Blut nicht in dem hochwertigen Zustand überliefert wird, wie es aus den Lungen kommt. Die trägeren Lebensäußerungen der Kaltblüter mögen damit zusammenhängen. Beim Frosch wird durch einen sehr sinnreichen Klappenmechanismus im Herzen dieser Fehler ausgeglichen. Venensinus und Herzbulbus beginnen in der Klasse der Reptilien als selbständige Herzabschnitte zu verschwinden. Im übrigen rückt das Herz, das bei den Fischen weit vorn, am Kopfe, liegt, bei den höheren Wirbeltieren immer weiter nach hinten, so daß es in die Brusthöhle zu liegen kommt.

Kiemenbogengefäße.

2. Kiemenbogengefäße gibt es bei den Fischen embryonal auf jeder Seite gewöhnlich sechs, nämlich je eins für den Kiefer- und den Zungenbeinbogen und vier für die darauffolgenden, meist in der Vierzahl vorhandenen kiementragenden Bogen. Die für den Kiefer- und Zungenbeinbogen bestimmten Kiemengefäße gehen gewöhnlich schon embryonal wieder zugrunde, und die genannten Gebiete erhalten dann arterielles Blut aus benachbarten Gefäßen. Auch bei den Amphibien und den Amnioten werden embryonal diese sechs Kiemenbogengefäße jederseits angelegt, aber nur bei den fischähnlichen Amphibien sowie bei den Larven der anderen noch im Dienste der Kiemenatmung verwendet, während sie bei den Amnioten von vornherein, ohne sich in den Kiemenbogen kapillär zu verästeln, von dem ventralen Gefäßstamm aus ununterbrochen als Aortenwurzeln zu dem Längsgefäß über den Kiemenbogen verlaufen, das sich mit dem der anderen Seite zu der unpaaren dorsalen Aorta vereinigt. Das definitive Schicksal dieser Gefäße, das bei den einzelnen Gruppen der Amphibien und Amnioten schwankt, geht für einige derselben aus den schematischen Darstellungen der Fig. 64 hervor. Sie zeigen, daß die Gefäße des Kiefer- und Zungenbeinbogens überall wieder zugrunde gehen, und daß auch den fünften Gefäßbogen gewöhnlich das gleiche Schicksal trifft. Dagegen bleibt der dritte stets auf beiden Seiten erhalten und setzt sich in das Gefäß für die Organe des Kopfes nach vorn fort. Seine Verbindung mit dem hinteren Abschnitt des dorsalen Längsstammes, der die unpaare Aorta bilden hilft, kann er behalten (Fig. 64D) oder verlieren (Fig. 64E). Der vierte Gefäßbogen bildet stets eine Haupt-Aortenwurzel, entweder beiderseitig, wie bei Amphibien und Reptilien (Fig. 64C, D) oder einseitig, wie bei Vögeln und Säugern (Fig. 64E, F). In der Tatsache, daß bei den Vögeln der rechte, bei den Säugern aber der linke vierte Gefäßbogen den definitiven Aortenbogen bildet, während der der anderen Seite zugrunde geht, ist ein grundsätzlicher Unterschied zwischen beiden Klassen gegeben, der sie beide zu selbständigen Abkömmlingen des Reptilienstammes stempelt. Der sechste Bogen läßt stets die zu den Lungen tretenden Gefäße aus sich hervorgehen und kann dabei seine Verbindung mit der Aorta erhalten oder verlieren. Durch eine, ebenfalls

in verschiedener Weise erfolgende, Zerlegung des ventralen unpaaren Gefäßstammes werden die verschiedenen genannten Gefäße in bestimmter Weise der rechten oder der linken Kammerhälfte zugeteilt, vor allem der Stamm der Lungenarterie dem rechten venösen Kammerabschnitt.

3. Die Anordnung der großen Haupt-Venenstämme, die das Blut zum Herzen zurückführen, ist bei den Fischen und bei den Embryonen der übrigen Haupt-Venenstämme.

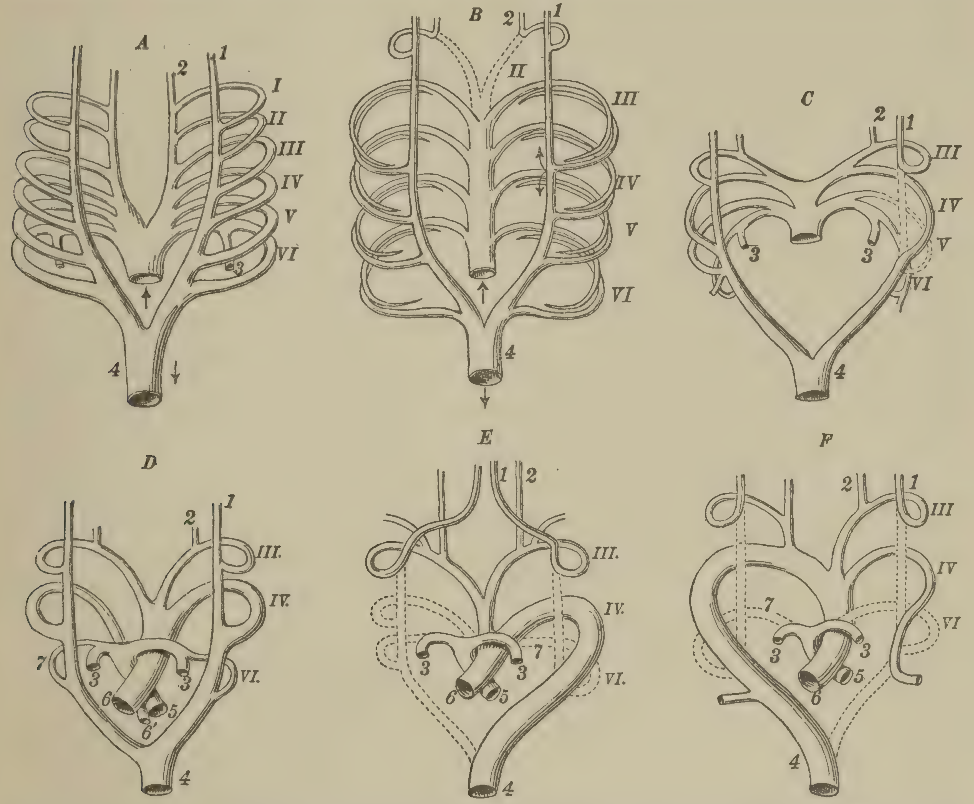


Fig. 64. Schema der Aortenbogen bei verschiedenen Wirbeltierklassen, von der Rückseite gesehen. *A* Grundschema, unter Weglassung der Lungenarterien (*3*) für Selachier geltend. *B* Knochenfisch. *C* Frosch (links junges, rechts erwachsenes Tier). *D* Reptil (neugeborene Eidechse). *E* Vogel. *F* Säuger. *I—VI* erster bis sechster Aortenbogen. *1* innere, *2* äußere Halsschlagader (Carotis). *3* Lungenarterie. *4* Körperschlagader (unpaare Aorta). *5* Wurzel der Lungenarterien. *6* Aortenwurzel. *6'* linke Aortenwurzel, aus dem rechten Ventrikel kommend. 7 Botalloscher Gang. Aus Hesse-Doflein.

Wirbeltiere streng symmetrisch. Aus der vorderen Körperhälfte sammeln zwei vordere Kardinalvenen, aus der hinteren zwei hintere Kardinalvenen das Blut; die vordere und die hintere Kardinalvene jeder Seite vereinen sich zu einem kurzen Querstamm, dem Cuvierschen Gang, der in den Venensinus einmündet. In diesen senkt sich außerdem gewöhnlich die Lebervene selbständig ein. Von den mannigfachen Weiterbildungen und Umgestaltungen, die diese Anordnung erfährt, ist besonders zu nennen die Entstehung eines unpaaren Gefäßes (der hinteren Hohlvene), die schon bei den Amphibien aus der Lebervene nach hinten aussproßt und allmählich die Hauptmasse des Blutes der hinteren Körperhälfte übernimmt. Beim Menschen wird die ur-

sprünglich symmetrische Anordnung der Venen in eine asymmetrische umgewandelt, indem das Blut der linken Körperseite in die Gefäße der rechten übergeführt wird und die Gefäße der linken Seite streckenweise zugrunde gehen. —

Lymphgefäßsystem.

Dem Blutgefäßsystem, das wir hiermit in seinen Grundzügen betrachtet haben, ist als eine Art Nebenbahn das Lymphgefäßsystem angeschlossen, dessen Beziehungen zu jenem nicht nur dadurch zum Ausdruck kommen, daß es in das Venensystem einmündet, sondern auch dadurch, daß entwickelungsgeschichtlich die ersten Lymphgefäße von embryonalen Venen aus ihren Ursprung nehmen, von diesen auswachsen. Wie schon gesagt, sind die Quellen, aus denen die Lymphgefäße ihre Lymphe sammeln, vornehmlich in zwei große Gebiete zu sondern, deren eines durch die Lymphspalten des ganzen Körpers mit Ausnahme der Darmwand, und deren zweites eben durch die Lymphgefäße der letzteren gebildet wird (parenchymatöse und Chylus-Quelle des Lymphgefäßsystems Fig. 63). Die geschlossenen Lymphräume selbst haben bei den niederen Wirbeltieren gewöhnlich die Form großer weiter Räume, die sowohl oberflächlich unter der Haut, wie auch im Innern des Körpers sich ausdehnen. Die Leichtigkeit, mit der man beim Frosch die Haut vom Körper abziehen kann, beruht auf dem Vorhandensein dieser großen Lymphräume unter der Haut. Demgegenüber stellen bei den Säugern die Lymphgefäße wirklich enge Gefäße dar. Um die Lymphe in jenen großen Räumen vorwärts zu bewegen, besitzen die niederen Wirbeltiere besondere Lymphherzen, die einer selbständigen Zusammenziehung fähig sind, in wechselnder Anzahl (beim Frosch z. B. vier). Bei Vogel-Embryonen treten sie zum letzten Male auf.

Anhangsorgane des Blut- und Lymphgefäßsystems.

Als Anhangsorgane des Blut- und Lymphgefäßsystems sind endlich noch zu nennen das Knochenmark, das in den kleinen und großen Hohlräumen der Knochen eingeschlossen ist; Lymphknoten, die von den Reptilien an, Lymphdrüsen, die bei Vögeln und Säugetieren vorkommen, Blutlymphdrüsen und endlich die Milz, die als blutrotes, mehr kugliges oder mehr länglich bandförmiges Organ in der Bauchhöhle, wechselnden Stellen des Darmrohres angelagert, schon von den Fischen an sich findet. Die Neubildung der geformten Bestandteile des Blutes, aber auch die Zerstörung verbrauchter roter Blutkörperchen ist die Aufgabe dieser Organe, an deren Bildung lediglich das mittlere Keimblatt beteiligt ist.

8. Harn- und Geschlechtssystem; Nebenniere. Leibeshöhle.

8. Harn- und Geschlechtssystem; Nebenniere. Leibeshöhle. Aufgaben. Beziehungen der Harn- und Geschlechtssysteme zueinander.

Die letzten Organsysteme, deren Besprechung uns noch übrig bleibt, sind das harnbereitende (Exkretions-) und das Geschlechts-(Genital-)System, denen die Nebenniere ihrer räumlichen Beziehungen wegen anzuschließen ist. Die Organe des harnbereitenden und des Geschlechts-Systems stehen auffallenderweise bei den meisten Wirbeltieren morphologisch in engsten Beziehungen zueinander. „Auffallenderweise", denn vom Standpunkte funktioneller Betrachtung aus lassen sich kaum größere Gegensätze denken, als gerade diese Organsysteme sie verkörpern: das eine das „Abfuhrsystem", bestimmt, die Umsatzstoffe der Organtätigkeit als Harn aus dem Körper herauszuschaffen, das andere

mit der allerhöchsten und wichtigsten, über die Grenze des individuellen Lebens hinausreichenden Aufgabe betraut, die Geschlechtsstoffe, Eier und Samen, zu produzieren, häufig genug auch, für ihre Vereinigung und für die Entwickelung der Nachkommen die Bedingungen zu schaffen, somit der Erhaltung der Art zu dienen. Das Auffallende, das in der vielfachen Verknüpfung zweier so verschiedenwertiger Organsysteme liegt, einer Verknüpfung, die es sogar gestattet und fordert, von einem Urogenitalsystem zu reden, wird verständlicher durch die Überlegung, daß die Umsatz- wie die Geschlechtsprodukte, so ungleicher Natur sie sind, doch beide aus dem Organismus herausgeschafft werden müssen: daraus ergibt sich die Möglichkeit und Zweckmäßigkeit einer engeren Verknüpfung beider Organsysteme untereinander, die im Sinne einer Betriebsvereinfachung darauf hinausläuft, daß für diese Herausschaffung der beiderlei Produkte aus dem Organismus die gleichen Wege verwendet werden.

Beziehungen beider Organsysteme zur Leibeshöhle.

Morphologisch werden die engen Beziehungen beider Organsysteme zueinander hergestellt durch die Beziehungen, die ein jedes von ihnen zu der Leibeshöhle, dem Coelom, besitzt. In Zusammenhang mit der Leibeshöhle nehmen die harnausscheidende Drüse oder Niere, ferner die Keimdrüsen (Hoden und Eierstock), endlich die ausführenden Kanäle, die für die Harn- und Geschlechtsstoffe bestimmt sind, ihre Entstehung.

Harndrüse (Niere).

Fassen wir zunächst die Harndrüse oder Niere ins Auge, so tritt uns die bemerkenswerte Tatsache entgegen, daß das so bezeichnete Organ nicht überall dieselbe Bildung ist, daß sich vielmehr in der Wirbeltierreihe drei morphologisch verschiedene Formen der Niere unterscheiden lassen: die Vorniere, Urniere und Nachniere.

Vorniere.

Die Vorniere, die man als das ursprünglichste Harnorgan der Wirbeltiere aufzufassen gewöhnt ist, kommt jetzt unter den Kranioten nur noch bei einigen wenigen Formen (Myxine, einigen Knochenfisch-Familien) zu der Bedeutung eines während des erwachsenen Zustandes funktionierenden Organs; bei anderen, wie bei den Amphibien, erlangt sie diese Bedeutung während des Larvenlebens, um dann rückgebildet zu werden; bei noch anderen, wie bei Knorpelflossern und allen Amnioten, wird sie schon von vornherein in sehr rudimentärer Form angelegt. Sie besteht aus einer verschieden großen Anzahl von Kanälchen, die mit ihrem inneren Ende in die Leibeshöhle, mit ihrem äußeren in einen Gang, den Vornierengang, einmünden (Fig. 65, rechte Seite). Dieser wieder erstreckt sich nach hinten bis in die Gegend der Kloake und mündet in diese aus. Die Kanälchen entstehen, segmental angeordnet, im Gebiet mehrerer vorderer Rumpfsegmente als Bildungen des äußeren Blattes des mittleren Keimblattes, da, wo die Seitenplatten desselben in die Ursegmente übergehen (Fig. 8); durch Vereinigung ihrer äußeren Enden kommt der Vornierengang zustande, der dann selbständig weiter nach hinten wächst und in die Kloake durchbricht. Die Funktion dieses Organs hat man sich so vorzustellen, daß die Umsatzstoffe der Organtätigkeit aus den Blutgefäßen zunächst in die Leibeshöhle abgeschieden und dann aus dieser durch die inneren Öffnungen der Vornierenkanälchen aufgenommen und weiter zum Vornierengang und in die

Kloake geschafft werden. Zu diesem Behufe besitzen die Vornierenkanälchen an ihren inneren Öffnungen (den „Wimpertrichtern") Flimmerzellen, die einen Flüssigkeitsstrom in der Richtung von der Leibeshöhle gegen das Innere der Vornierenkanälchen erzeugen, und außerdem bilden sich durch kleine Seitenäste der Aorta gerade gegenüber jenen Öffnungen besondere Gefäßknäuel (*Glomeruli*), die in die Leibeshöhle hineinragen und wohl ganz besonders die Stätten bilden, an denen eine Absonderung von Harnsubstanzen in die Leibeshöhle erfolgt. Die Zahl der Vornierenkanälchen ist meist nicht groß (3—5 auf

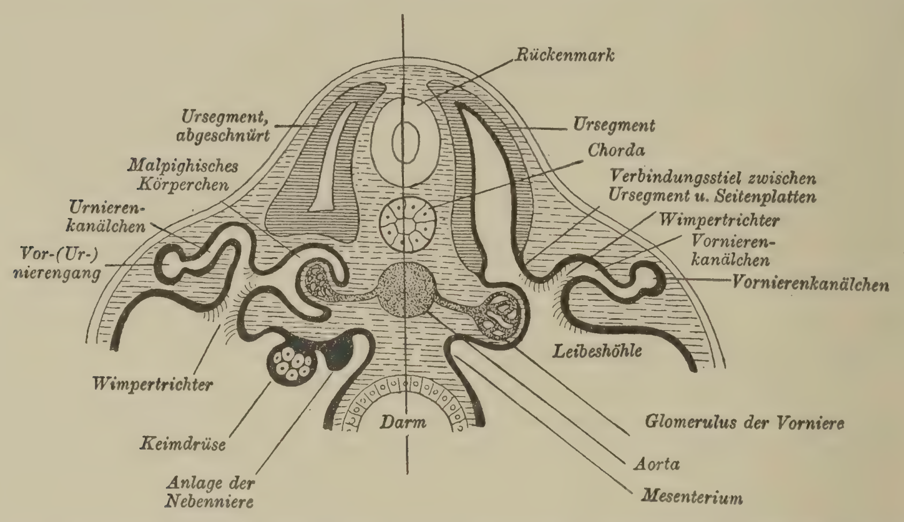


Fig. 65. Schematische Darstellung des Vornieren- und Urnierensystems der Wirbeltiere. Querschnitt. Rechts ist die Vorniere, links die Urniere dargestellt. Links ist auch die Anlage der Keimdrüse und der Nebenniere zu sehen. Nach Wiedersheim.

jeder Seite bei vielen Haien, 8—12 bei Blindwühlen, 1 bei manchen Knochenfischen).

Mit dem hier in den Grundzügen seines Baues geschilderten Organ hat man auch das Exkretionssystem des Amphioxus verglichen, ja, man hat in dem letzteren geradezu eine Vorniere gesehen, die sich von dem hypothetischen Ausgangszustand nur wenig entfernt hat. Es bestehen beim Amphioxus nämlich jederseits ca. 90 Kanälchen, die, hintereinander angeordnet, aus der Leibeshöhle in den Peribranchialraum führen (Fig. 56). Da nun dieser, wie wir bei Besprechung der Kiemenspalten sahen, eine sekundäre Bildung, und seine innere Wand, auf der die Nierenkanälchen münden, tatsächlich die ursprüngliche äußere Körperoberfläche darstellt, so haben wir beim Amphioxus ein System von Kanälchen, die aus der Leibeshöhle auf die äußere Körperoberfläche führen und in dieser Richtung die Umsatzstoffe aus dem Körper hinaus schaffen, — womit sich eine Einrichtung wiederholt, die ähnlich auch bei manchen Wirbellosen besteht. Auf der anderen Seite wäre an sie die Vorniere der Kranioten anzuschließen, die nur die Weiterbildung zeigt, daß bei ihr die Kanälchen nicht mehr auf der äußeren Haut münden, sondern durch ihre Vereinigung den Vornierengang bilden, der in die Kloake durchbricht. Es darf nicht ver-

schwiegen werden, daß diese Auffassung der Dinge auch bestritten wird, und daß auch das tatsächliche Verhalten der Nierenkanälchen des Amphioxus noch nicht ganz sicher ist.

Dem Gesagten zufolge stellt die Vorniere bei den Kranioten in weitaus den meisten Fällen ein rudimentäres Organ dar, das nur vorübergehend oder nie mehr zur Funktion kommt. An seine Stelle tritt überall die Urniere, die bei den Amnionlosen zum bleibenden, zeitlebens funktionierenden Harnorgan wird. Zeitlich tritt sie später, örtlich hinter der Vorniere auf, im übrigen besteht sie, dieser ähnlich, in ihrer ursprünglichen Form aus Kanälchen, die mit einem Ende in die Bauchhöhle, mit dem anderen in den Vornierengang münden. Auch diese Urnierenkanälchen sind segmental angeordnet, sprossen aber nicht als neue Bildungen aus der Leibeshöhle aus, sondern stellen die stark verlängerten Stiele dar, durch die ursprünglich die Ursegmente mit der Leibeshöhle zusammenhängen (Fig. 8). Nach Ablösung der Ursegmente wachsen diese Stiele, die mit der Leibeshöhle in Verbindung bleiben, stark aus, krümmen sich nach außen und brechen in den bereits vorhandenen Vornierengang durch, der so zum Urnierengang wird (Fig. 65, linke Seite). Weiteres Längenwachstum läßt die Kanälchen sich stark schlängeln, und zugleich entsteht im Anschluß an ein jedes ein eigentümliches Körperchen, das Nierenkörperchen (Malpighische Körperchen), in der Weise, daß eine kleine bläschenförmige, nach innen vorspringende Ausbuchtung des Kanälchens durch ein von der Aorta aus ihr entgegenwachsendes Gefäß, das einen kleinen Gefäßknäuel (Glomerulus) bildet, eingestülpt wird (Fig. 65). Das Bläschen bildet dann eine Art Kapsel um den Knäuel (Glomeruluskapsel) und stellt ganz besonders eine Stätte für die Absonderung des Harnes dar, der den Gefäßen des Knäuels durch die ihm eng aufliegende eingestülpte Bläschenwand entnommen wird. Aber auch gewisse Strecken des Urnierenkanälchens selbst übernehmen diese Funktion, und endlich können auch durch die Leibeshöhlenöffnungen der Urnierenkanälchen, an denen sich wieder, wie bei den Vornierenkanälchen, Wimpertrichter ausbilden, Umsatzstoffe, die in die Leibeshöhle entleert wurden, aus dieser in die Urnierenkanälchen geschafft werden. Häufig freilich schließen sich diese ursprünglichen Öffnungen nachträglich, so daß dann nur die Nierenkörperchen und gewisse Strecken der Kanälchen selbst als Stätten für die Harnabsonderung bleiben. Urniere.

Das geschilderte Organ, die Urniere, funktioniert, wie schon gesagt wurde, bei den Anamniern zeitlebens als harnabsonderndes Organ, während es bei den Amnioten diese Aufgabe meist nur embryonal, nur sehr selten noch (und dann auch nur eine kurze Zeit) nach der Geburt, vielfach überhaupt nicht mehr erfüllt. Auf sein Schicksal kommen wir noch zurück. An seine Stelle tritt bei den Reptilien, Vögeln und Säugern die bleibende oder Nachniere. Sie entsteht aus zwei Anlagen: einem Gang (Harnleiter oder Ureter), der von dem Urnierengang auswächst, und einem Bildungsgewebe, das sich an das Bildungsgewebe der Urnierenkanälchen anschließt, gewissermaßen nur den hintersten Abschnitt desselben darstellt, und somit in letzter Instanz auf eine Anzahl Verbindungsteile von Ursegmenten mit der Leibeshöhle zurückzuführen ist. Nachniere.

Einzelheiten dieser Entwickelung müssen hier unerörtert bleiben, doch sei bemerkt, daß auch die bleibende Niere in ihrem fertigen Zustande aus Harnkanälchen besteht, von denen ein jedes mit einem Nierenkörperchen (aus Gefäßknäuel und Kapsel bestehend) beginnt, dann in einen sezernierenden und endlich in einen lediglich ausführenden Abschnitt sich fortsetzt. Dagegen kommen den Kanälchen der bleibenden Niere niemals mehr freie Öffnungen nach der Leibeshöhle zu.

Dem Gesagten zufolge entsteht der Ureter von dem Urnierengang aus, und bei Echsen und Schlangen mündet er dementsprechend auch zeitlebens in

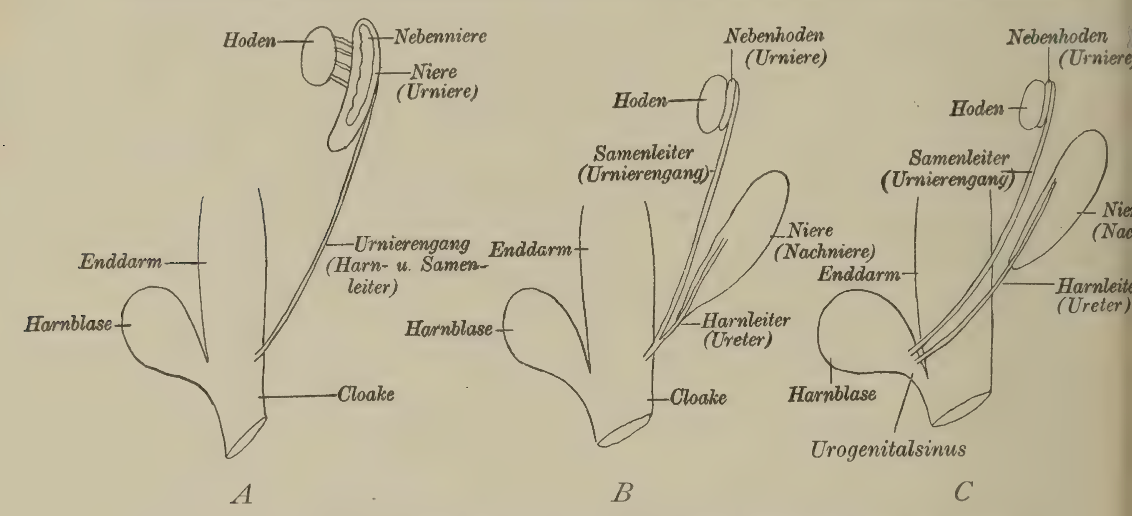


Fig. 66 *A-D*. Schematische Darstellung der Harn- und männlichen Geschlechtsorgane bei Fröschen (*A*), Sauriern (*B*), Schildkröten (*C*) und beim Menschen (*D*).

den genannten Gang und erst durch dessen Endstück in die Kloake ein; dagegen werden bei Krokodilen, Schildkröten, Vögeln und Säugern beide Gänge selbständig voneinander, und der Ureter mündet für sich entweder in die Kloake oder in den von dieser aus entstehenden Sinus urogenitalis, von dem aus schließlich bei den Säugern seine Mündung auf die Blase verlegt wird (Fig. 66). Eine solche, als Harnreservoir dienende und von der ventralen Kloakenwand entstehende und somit ventral vom Darm gelegene Harnblase kommt den Amphibien, vielen Reptilien und den Säugern zu; wir werden noch einmal auf sie zurückkommen müssen. Mit dem gleichnamigen Gebilde, das dorsal vom Darm bei den Knochenfischen liegt, hat sie nichts zu tun: dasselbe verdankt einer Verschmelzung beider Urnierengänge seine Entstehung.

Geschlechtsorgane. Gonochorismus und Hermaphroditismus.

Geschlechtsorgane. Die Wirbeltiere sind getrennt-geschlechtlich; die Individuen einer Spezies besitzen somit entweder nur die männlichen oder nur die weiblichen Keimdrüsen, Hoden oder Eierstöcke. Von dieser Regel der Eingeschlechtlichkeit oder des *Gonochorismus* machen normalerweise die Myxinen eine Ausnahme, während abnormerweise Zweigeschlechtlichkeit (*Hermaphroditismus*) bei allen Klassen gelegentlich beobachtet wird. Doch handelt es sich wohl in allen diesen letzteren Fällen nur um einen

morphologischen, nicht aber auch um einen physiologischen Hermaphroditismus, d. h. um Individuen, die nur eine Art reifer Geschlechtsprodukte (Samen oder Eier) erzeugen, wenn auch bei ihnen die Keimdrüse der einen Seite den Charakter eines Hodens, die andere den eines Eierstockes besitzt, oder aber die Keimdrüse ein- oder beiderseitig Mischcharakter zeigt: den Bau eines Hodens mit eingesprengten Eierstockspartien oder umgekehrt. Zeitliche Verschiedenheit in der Reifung der beiderlei Geschlechtsprodukte verhindert auch bei den Myxinen Selbstbefruchtung.

Entstehung der Keimdrüsen.

Die Entstehung der Keimdrüsen (Gonaden), sowohl der männlichen wie der weiblichen, erfolgt von dem Epithel der Leibeshöhle, d. h. dem parietalen Blatt des Mesoderms aus, durch eine Wucherung dieses Epithels rechts und links von der Wurzel des Darmgekröses. Indem das Epithel in das unterliegende Bindegewebe einwächst, kommt es in hier nicht näher zu schildernder Weise zur Bildung der Keimdrüsen, in denen durch Umwandlung der Urgeschlechtszellen die Keimzellen (Samenzellen und Eier) erzeugt werden. Die Urgeschlechtszellen erscheinen demnach als umgewandelte Zellen des Leibeshöhlen-Epithels, doch ist auch für die Wirbeltiere durch eine Anzahl Befunde die Auffassung gestützt worden, daß sie unmittelbarere Abkömmlinge der befruchteten Eizelle darstellen und im Laufe der Entwickelung nur in das mittlere Keimblatt, an die Stellen, wo sich die Keimdrüsen bilden sollen, verlagert werden.

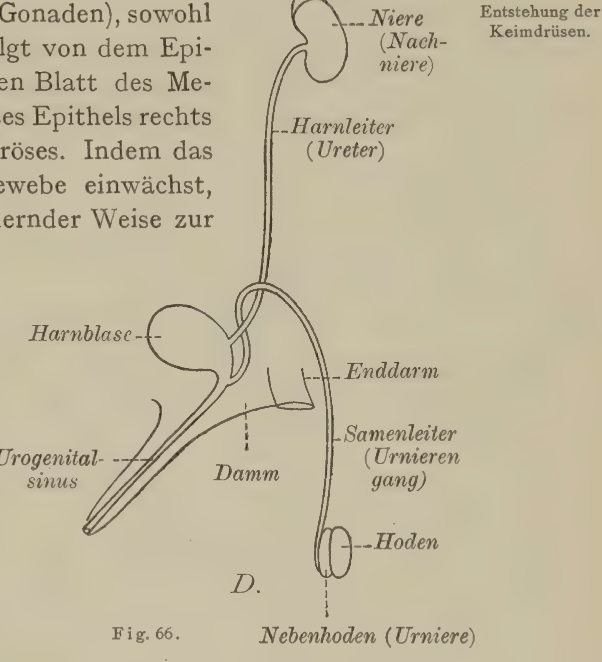


Fig. 66.

Männliche Geschlechtsorgane.

Die ersten Entwickelungsvorgänge sind für Hoden wie Eierstock gleich, später macht sich jedoch eine wichtige Verschiedenheit bemerkbar. Beim männlichen Geschlecht gehen aus den Zellsträngen des Leibeshöhlenepithels, die in das Bindegewebe einwuchern, Kanälchen (Samenkanälchen) hervor, in denen später aus den Urgeschlechtszellen die reifen Samenzellen (Samenfäden) erzeugt werden. Mit diesen Kanälchen setzt sich ein Organ in Verbindung, das wir früher schon kennen lernten: die Urniere. Diese, die bei den Anamniern zeitlebens als Harndrüse funktioniert, übernimmt bei den Männchen fast aller derselben noch eine weitere Aufgabe: die Herausleitung des Samens aus dem Hoden. Ermöglicht wird dies dadurch, daß Verlängerungen der Urnierenkanälchen in die Anlage des Hodens einwachsen und sich hier mit den Samenkanälchen verbinden (Fig. 67A). Bei manchen Formen geht nur der vordere Teil der Urniere diese Verbindung mit dem Hoden ein und wird dann als Geschlechtsniere dem hinteren Teil, der nur Harnniere bleibt, gegenübergestellt; bei anderen betrifft der Vorgang die gesamte Urniere, die somit im ganzen sowohl den

Harn produziert, als auch den Samen herausleitet und so die Aufgabe eines Nebenhodens erfüllt. Der Urnierengang leitet demzufolge bei den meisten Anamniermännchen sowohl Harn wie Samen in die Kloake. Diese Doppelaufgabe der Urniere und ihres Ganges bei den Männchen der Anamnia schützt das Organ auch bei den Amnioten vor dem völligen Untergang. Denn hier, wo die Nachniere als bleibendes Harnorgan auftritt, wird die Urniere als solches überflüssig und demzufolge bei den Weibchen auch tatsächlich, nebst ihrem Gang, rudimentär. Dagegen behält sie bei den Männchen die zweite Funktion, den Samen herauszuleiten, bei; sie verbindet sich wie bei den Anamniern durch besondere Kanälchen mit den Samenkanälchen und stellt nun das als Nebenhoden bekannte, dem Hoden angelagerte Organ dar, das sich in den Urnierengang fortsetzt, der hier lediglich Samenleiter ist (s. auch Fig. 66).

Bei den meisten Wirbeltieren bleiben die Hoden zeitlebens da liegen, wo sie entstanden, nämlich in der Bauchhöhle; nur bei der Mehrzahl der Säuger wandern sie aus dieser durch die Bauchwand heraus in einen besonderen Hodensack. Bei manchen Säugern erfolgt dieser Descensus der Hoden nur vorübergehend.

Weibliche Geschlechtsorgane.

Die Ausbildung der weiblichen Keimdrüse, des Eierstockes, gestaltet sich wesentlich anders. Aus den ersten in das Bindegewebe eingewucherten Epithelsträngen entstehen keine hohlen Kanälchen, sondern durch Zerfällung solide rundliche Zellhaufen (Follikel), deren jeder eine Urgeschlechtszelle (ein Urei) einschließt. Eine Verbindung dieser Follikel mit der Urniere erfolgt aber nicht; ganz anders als beim Hoden erhält der Eierstock keinen ausleitenden Gang; Urniere und Urnierengang werden daher bei den Weibchen der Amnioten, wo sie ja mit der Harnbereitung nichts mehr zu tun haben, rudimentär. Die Eier aber, die im späteren Leben, zur Zeit der Geschlechtsreife, in den Follikeln des Eierstockes zur Reife kommen, gelangen aus demselben heraus, indem der Follikel, der die Natur eines Bläschens angenommen hat, aufplatzt und seinen Inhalt, also vornehmlich das Ei, in die Bauchhöhle entleert. Wenigstens ist dies bei weitaus den meisten Wirbeltieren der Fall. Wie aber kommt das Ei weiter nach außen? Hierfür besitzen manche niederen Wirbeltiere, z. B. die Neunaugen und manche Haie, besondere, in der Gegend des Afters gelegene Öffnungen der Leibeshöhle, bei der überwiegenden Mehrzahl aber bilden sich selbständige Gänge, die Müllerschen Gänge (Eileiter), zur Übernahme jener Funktion (Fig. 67B). Diese, bei den verschiedenen Wirbeltieren nicht in ganz gleicher Weise entstehenden, stets aber auch auf das Epithel der Leibeshöhle zurückzuführenden Gänge lagern sich, ein rechter und ein linker, neben die Urnierengänge und öffnen sich vorn frei in die Leibeshöhle, während sie mit ihrem hinteren Ende in die Kloake einmünden. So können nun die aus dem Eierstock herausfallenden Eier von der vorderen Öffnung eines der Müllerschen Gänge aufgenommen und durch diesen hindurch nach der Kloake hin geschafft werden. Flimmerzellen, die den Eileiter, namentlich an seiner vorderen Mündung auskleiden, sowie Zusammenziehungen der muskulösen Wandung des Ganges spielen hierbei eine Rolle.

In dem Auftreten der Müllerschen Gänge, die bei den Männchen rudimentär bleiben, bei den Weibchen aber zu den Eileitern werden, stimmen weitaus die meisten Anamnier und alle Amnioten überein. Doch zeigen die genannten Gänge bei den verschiedenen Formen noch manche Besonderheiten.

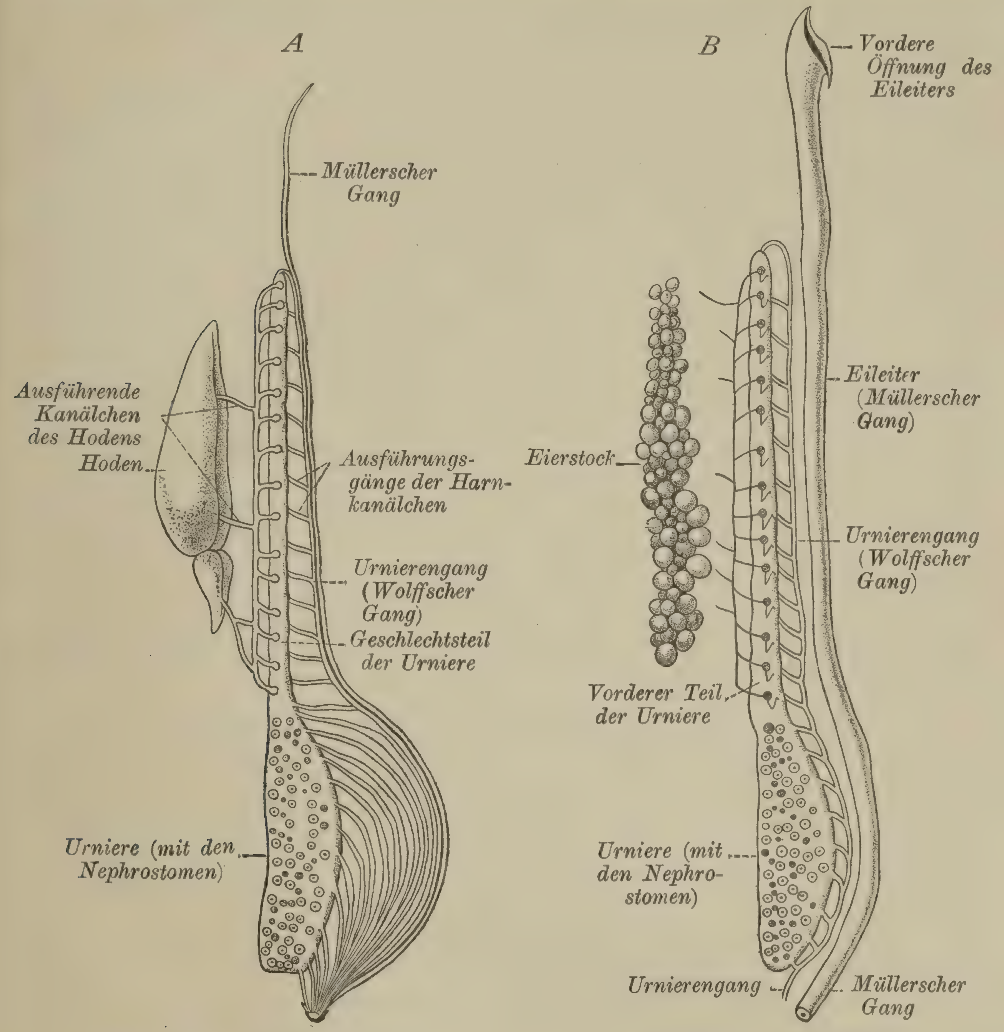


Fig. 67. Schema des Urogenitalapparates von Urodelen. *A* beim Männchen, *B* beim Weibchen. Nach J. W. Spengel.

So bilden sich in ihnen bei eierlegenden Formen bestimmte Abschnitte durch Entwickelung von Drüsen zu der Fähigkeit aus, schützende Hüllen um das durchtretende Ei zu erzeugen: Gallerthüllen bei den meisten Fischen und Amphibien, Hornschalen bei Haien, Pergamenthüllen bei Reptilien, Eiweißhüllen und Kalkschalen bei Vögeln, und ein besonderer, durch starke Muskulatur ausgezeichneter Abschnitt übernimmt gewöhnlich die Rolle eines Gebärorgans (*Uterus*), d. h. die Aufgabe, den Inhalt auszustoßen, mag es sich um ein Ei in jungem Entwickelungsstadium, oder bei lebendiggebärenden

Formen um einen mehr oder minder weit entwickelten Embryo handeln. Bei den zuletzt genannten Formen erfolgt in dem Uterus auch die Aufbewahrung und Entwickelung des Embryo bis zum Augenblick der Geburt. Daß bei lebendiggebärenden Tieren auch die Befruchtung des Eies in dem Müllerschen Gang erfolgen muß, liegt auf der Hand; dasselbe ist aber auch der Fall, wo harte, für den Samen undurchdringliche Schalen um das Ei gebildet werden: auch hier muß ja vorher schon die Befruchtung erfolgt sein. —

Amphibien, Reptilien und Vögel zeigen die Eileiter beider Seiten stets von Anfang bis Ende getrennt; unter den Säugern ist das gleiche nur noch bei den Monotremen (dem Ameisenigel und dem Schnabeltier) der Fall, während bei den anderen eine mehr oder minder weitgehende Verschmelzung der Gänge erfolgt. Stets ist dies bei den Plazentaltieren der Fall mit den beiden letzten Abschnitten, die durch ihre Verschmelzung eine dem Begattungsakt dienende einheitliche Scheide (*Vagina*) bilden; stets bleiben andererseits die beiderseitigen Anfangsabschnitte als Muttertrompeten (*Tubae uterinae*) voneinander getrennt; dagegen verschmelzen die dazwischen gelegenen mittleren Abschnitte, die Uteri, in verschiedener Ausdehnung untereinander (Fig. 68). Bei den Affen und dem Menschen ist diese Verschmelzung am vollständigsten und führt zur Bildung eines einheitlichen, einfachen Uterus. Doch werden auch beim Menschen Fälle unvollkommener Verschmelzung als Abnormitäten beobachtet.

Ganz abweichende Verhältnisse bilden sich bei den Beuteltieren aus: hier unterbleibt die Verschmelzung der Scheiden, ja, es kommt bei manchen von ihnen sogar zur Bildung dreier Scheiden, indem zu den beiden seitlichen noch eine mittlere unpaare sich hinzugesellt. Die Uteri kommen dagegen wieder teilweise zur Verwachsung.

Besonderheiten der Geschlechtsorgane bei bestimmten Formen.

Von der bisherigen Schilderung abweichende Verhältnisse der Geschlechtsorgane zeigen der Amphioxus, die Rundmäuler, Knochenfische und einige anderen Fische. Die Besonderheit des Amphioxus liegt darin, daß die Keimdrüsen zwar auch vom Epithel der Leibeshöhle aus ihre Entstehung nehmen, dann aber in eigentümlicher Weise verlagert werden, so daß sie sich beim ausgebildeten Tier an der Außenwand des Peribranchialraumes, den wir bei den Atmungsorganen kennen lernten, finden (Fig. 56). Ausführungsgänge kommen weder beim männlichen noch beim weiblichen Geschlecht zur Entwickelung, und so werden sowohl Eier wie Samen durch Platzen der Keimdrüsen in den Peribranchialraum entleert, aus dem sie durch den Branchialporus nach außen gelangen. Hier besteht also keine Vereinigung der Geschlechts- und Harnorgane. Fast ganz unabhängig voneinander bleiben dieselben auch bei den Rundmäulern, wo der Harn aus der Urniere durch den Urnierengang, Samen und Eier aber, die durch Platzen der Keimdrüsen in die Bauchhöhle entleert werden, durch besondere Genitalöffnungen derselben (*Pori genitales*) herausgelangen. Endlich bilden die Knochenfische die dritte große Gruppe, bei der beide Organsysteme ganz oder fast ganz selbständig voneinander bleiben. Die Urniere bleibt bei beiden Geschlechtern nur Harndrüse, Müllersche Gänge kommen nicht zur Entwickelung, dagegen werden Hoden wie Eierstöcke von besonderen Taschen der Bauchhöhle umwachsen, die sich nach hinten hin in dünne Kanäle,

Geschlechtsgänge, fortsetzen. Diese kommen hinter dem Darm, gewöhnlich nachdem vorher die beiderseitigen untereinander zu einem unpaaren Gang verschmolzen, zur Ausmündung. Bei den Männchen erfolgt auch oft eine Verbindung des unpaaren Geschlechtsganges mit dem letzten Ende des Urnierenganges, also wenigstens eine kurze Strecke weit eine Vereinigung des Harn- und Geschlechtssystems. —

Auch von den anderen Fischen ließen sich noch mancherlei Besonderheiten des Geschlechtssystems anführen, deren morphologische Deutung noch keineswegs immer klar ist.

Endlich verdient noch kurze Erwähnung die Art, wie die Harn- und Geschlechtsgänge nach außen münden, wobei dann besonders auch noch einmal Kloake, Harnblase, Sinus urogenitalis.

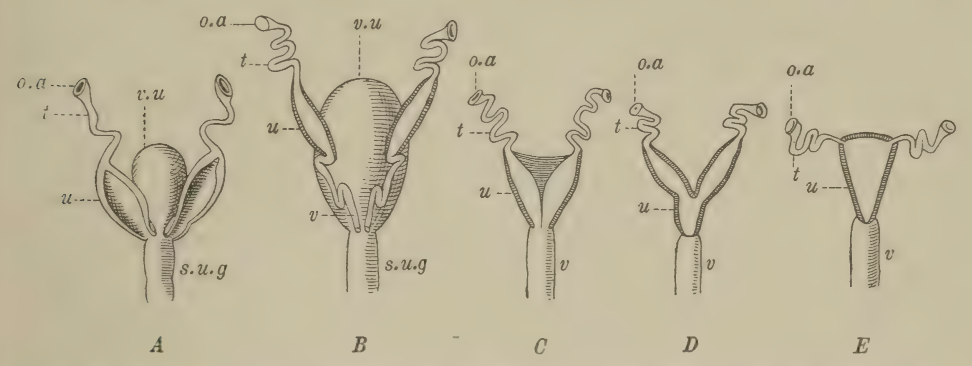


Fig. 68. Die verschiedenen Formen des Uterus bei den Säugetieren. Fünf Schemata, nach M. Weber. *A* Monotremata, *B* Marsupialia, *C* Uterus duplex, *D* Uterus bicornis, *E* Uterus simplex. *o.a* vordere Öffnung des Eileiters (ostium abdominale), *s.u.g* Sinus urogenitalis, *t* Eileiter (Tube), *u* Uterus, *v* Vagina, *v.u* Harnblase (vesica urinaria).

der Kloake und ihrer Bildungen zu gedenken ist. Nur bei einigen niederen Formen bleiben die Harn- und Geschlechtsgänge unabhängig von dem Darm und münden für sich nach außen. So bei den Rundmäulern, den Knochenfischen. Bei der Mehrzahl der niederen Wirbeltiere dagegen münden sie in das letzte Ende des Enddarmes ein, das alsdann den Namen einer Kloake erhält. So ist es der Fall bei den Amphibien, den meisten Reptilien und den eierlegenden Säugern, dem Schnabeltier und Ameisenigel, die ja daraufhin auch Kloakentiere genannt werden. Von dieser Kloake aus bildet sich, und zwar an der ventralen Wand derselben, bei den Amphibien eine sackförmige Ausstülpung, die Harnblase, die als Reservoir für den Harn dient, wenn auch die Harngänge nicht unmittelbar in sie, sondern eben in die Kloake selbst einmünden (Fig. 66). Durch besondere Tätigkeit der Kloakenmuskeln wird wohl dafür gesorgt, daß der Harn, ohne sich mit dem Darminhalt zu mischen, in die Blase hineingelangt. Die gleiche sackförmige Ausstülpung wächst bei den Embryonen der Amnioten sehr viel stärker aus, gelangt so mit einem großen Abschnitt aus dem Körper des Embryo heraus und bildet das in dem Abschnitt über Entwickelungsgeschichte besprochene wichtige Atmungsorgan des Embryo, die Allantois. Nur ihr der Kloake unmittelbar angeschlossener Anfangsteil kann auch bei den Amnioten durch Erweiterung zu einer Harnblase werden, die dann

dauernd erhalten bleibt, während der übrige Teil als Allantois bei der Geburt abgestoßen wird. Eine so entstandene Harnblase besitzen die meisten Saurier, sowie die Schildkröten, während sie den erwachsenen Krokodilen, Schlangen, Vögeln und manchen Sauriern fehlt. Auch bei den Säugern bildet sie sich, doch mehr als ein sekundär sich abtrennender Teil der Kloake selbst.

Die Säuger zeigen endlich einen Vorgang, der sich schon bei Schildkröten anbahnt, zur höchsten Vollendung gelangen: die Abtrennung eines besonderen, für die Aufnahme der Harn- und Geschlechtsgänge bestimmten Raumes (*Sinus urogenitalis*) von der Kloake. Schon die eierlegenden Monotremen zeigen den Beginn dieser Abtrennung; bei den Plazentaltieren ist sie vollendet. Nur embryonal ist auch hier noch eine Kloake vorhanden, im Laufe der weiteren Entwickelung wird sie in die beiden Räume zerlegt: den hinteren (dorsalen), der mit dem After den Enddarm nach außen leitet, und den vorderen (ventralen), der die Harn- und Geschlechtsgänge aufnimmt, also: 1. die Ureteren, die sich von den Urnierengängen getrennt haben, als Ausführungsgänge der Nieren; 2. die Urnierengänge als Ausführungsgänge der Hoden beim männlichen Geschlecht; 3. die Müllerschen Gänge oder Eileiter beim weiblichen Geschlecht. Nachträglich verlagern dann die Ureteren gewöhnlich ihre Mündungen auf die Wandung der Blase, die sich ja an den Sinus urogenitalis anschließt. Die trennende Substanzbrücke zwischen dem After und der Ausmündung des Urogenitalsinus wird als Damm bezeichnet (Fig. 66).

Begattungsorgane.

An die Bildung des Sinus urogenitalis knüpft auch die des äußeren Begattungsorganes an, das bei den Männchen der Säuger entsteht, und dessen Kanal nur einen lang ausgewachsenen Sinus urogenitalis darstellt. Seine Entstehung schließt an Bildungen an, die schon bei Krokodilen und Schildkröten in ähnlicher Form bestehen, während sich zu dem gleichen Zwecke der Begattung bei Echsen und Schlangen eine ganz andere Einrichtung ausbildet: handschuhfingerähnliche Säcke zur Seite der Kloakenöffnung, die ausgestülpt und aneinander gelagert in die Kloake des Weibchens eingeführt werden und den Samen zwischen sich ablaufen lassen. Überhaupt sind die Begattungsorgane der Wirbeltiermännchen recht mannigfaltiger Natur; bei den Haien werden sogar Teile der hinteren Extremitäten dafür in Verwendung gezogen. Die Notwendigkeit zur Ausbildung solcher Organe ergibt sich überall da, wo hartschalige Eier abgelegt werden — die eben schon vor der Ablage befruchtet sein müssen — sowie bei lebendiggebärenden Formen.

Nebennieren.

Nebennieren. In enger Nachbarschaft der Niere liegt beim Menschen eine aus soliden Zellmassen bestehende „Drüse mit innerer Sekretion“, die eben wegen dieser Lagebeziehung die Bezeichnung Nebenniere erhalten hat. Sie stellt eine Vereinigung von zweierlei ganz verschiedenen Organen dar, die bei Fischen als Interrenalkörper und Suprarenalkörper getrennt sind, und von denen der in der Nachbarschaft der Urniere gelegene Interrenalkörper aus Zellsträngen besteht, die vom Epithel der Leibeshöhle entstammen, während die in der Mehrzahl vorhandenen Suprarenalkörper den Ganglien des Sympathicus anliegen, von denen auch ihre ebenfalls soliden Zellstränge abstammen.

Die Vereinigung der beiderlei verschiedenartigen Zellmassen zu einem äußerlich einheitlichen Organ, der Nebenniere, beginnt von den Amphibien an.

Leibeshöhle. In der Leibeshöhle, die durch Auseinanderweichen der Seitenplatten des Mesoderms entsteht, haben wir einen Raum kennen gelernt, an dessen epitheliale Wandung die Bildung der Harn- und Keimdrüse sowie der Harn- und Geschlechtsgänge geknüpft ist. Damit sind genetische Beziehungen zu den Harn- und Geschlechtsorganen gegeben. Aber auch im ausgebildeten Zustand ziehen die beiden Organsysteme die Leibeshöhle vielfach noch zur Hilfsleistung heran, am regelmäßigsten beim weiblichen Geschlecht, wo ja fast stets die Eier zunächst in den Bauchraum entleert werden. Die vorderen Öffnungen der Eileiter, die der Herausleitung der Eier aus demselben dienen, bilden aber nur eine Gruppe von Öffnungen der Leibeshöhle nach außen; andere, wie die Wimpertrichter der Urniere oder besondere „Pori abdominales", dienen der Herausschaffung von Umsatzstoffen. Eine dritte Beziehung, die bei den höheren Formen allein übrig bleibt, ist die der Leibeshöhle zum Gefäßsystem: durch Verbindungen mit den Blut- und Lymphgefäßen wird sie zu einem großen in das Gefäßsystem eingeschalteten Raum, dessen normalerweise spärlicher Inhalt an Körperflüssigkeit, gleich dem eines Lymphraumes, immer wieder in das Gefäßsystem, dem er entstammt, zurücktritt und so dem Organismus erhalten bleibt. Von dem ursprünglich einheitlichen Leibesraum sondert sich schon bei den Fischen ein besonderer, das Herz umgebender Abschnitt als Herzbeutel ab, aber erst bei den Säugern vollzieht sich mit der Bildung des Zwerchfelles die weitere Abtrennung zweier für die beiden Lungen bestimmter Brustfellräume von dem Bauchraum, der sich zwischen Magen und Darm, Harn- und Geschlechtsorganen ausbreitet. Auch diese Abkömmlinge des ursprünglichen Leibesraumes (Herzbeutel-, Brustfell-, Bauchraum) besitzen die eben erwähnten Beziehungen zum Gefäßsystem.

Literatur.

Die Literatur über die Morphologie der Wirbeltiere ist ungeheuer groß, die selbständigen Arbeiten sind fast alle in Zeitschriften verstreut. Von den im nachfolgenden genannten Werken geben besonders das Handbuch der Entwickelungslehre von O. Hertwig sowie die vergleichende Anatomie der Wirbeltiere von Wiedersheim ausgedehnte und reichhaltige Literatur-Verzeichnisse, mit deren Hilfe ein tieferes Eindringen in die Einzelfragen des Gebietes ermöglicht ist. Hier sollen daher nur einige wenige und leicht zugängliche Hand- und Lehrbücher angeführt werden.

BERGMANN, C. und LEUCKART, R. Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreichs. Vergleichende Anatomie und Physiologie. Neue Ausgabe, Stuttgart 1855. (Im einzelnen vielfach veraltet und überholt, aber immer noch eine Fundgrube wertvoller Beobachtungen und Gedanken.)

BOAS, J. E. V. Lehrbuch der Zoologie. 6. Aufl. Jena 1911.

BÜTSCHLI, O. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 1. Lief. (Einleitung, vergl. Anatomie der Protozoen; Integument und Skelett der Metazoen) Leipzig 1910. 2. Lief. (Allgemeine Körper- und Bewegungsmuskulatur; Elektrische Organe und Nervensystem) Leipzig 1912. (Mehr ist noch nicht erschienen.)

CLAUS-GROBBEN. Lehrbuch der Zoologie, begründet von C. Claus, neu bearbeitet von K. Grobben. 2. Aufl. Marburg 1910.

GEGENBAUR, C. Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl. 1870.

GEGENBAUR, C. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. 2 Bde. Leipzig 1898—1901.

GEGENBAUR, C. Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Aufl. 2 Bde. 1899.

HERTWIG, O. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 9. Aufl. Jena 1910.

HERTWIG, O. Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. 4. Aufl. Jena 1910.

HERTWIG, O. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. (Im Verein mit zahlreichen Fachgenossen herausgegeben.) 3 Bde. Jena 1906.

HERTWIG, R. Lehrbuch der Zoologie. 9. Aufl. Jena 1910.

HESSE-DOFLEIN. Tierbau und Tierleben. I. Bd. Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Von R. Hesse. Leipzig und Berlin 1910.

HUXLEY, T. H. Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Deutsch von F. Ratzel. Breslau 1873.

LECHE, W. Der Mensch, sein Ursprung und seine Entwicklung. Jena 1911.

LUBOSCH, W. Vergleichende Anatomie der Sinnesorgane der Wirbeltiere. Leipzig 1910.

OWEN, R. On the Anatomy of Vertebrates. 3 Vols. London 1866—1868.

SCHIMKEWITSCH, W. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Deutsch von H. N. MAIER und B. W. SUKATSCHOFF. Stuttgart 1910.

VIALLETON, L. Eléments de Morphologie des Vertébrés. Paris 1911.

WIEDERSHEIM, R. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 7. Aufl. des „Grundrisses der vergl. Anatomie der Wirbeltiere". Jena 1909.

WIEDERSHEIM, R. Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. 4. Aufl. Tübingen 1908.

REGISTER

A.

B.

C.

D.

E.

F.

G.

H.

I. J.

K.

L.

M.

P.

T.

U.

V.

W.

Druck von B. G. Teubner in Dresden.



CB5 .K96 v.3:4:2
Zellen- und gewebelehre, morphologie und
Princeton Theological Seminary-Speer Library
1 1012 00083 4236